ISSN 0181-0642

BULLETIN du MUSÉUM NATIONAL d'HISTOIRE NATURELLE

PUBLICATION TRIMESTRIELLE

SECTION C

sciences de la terre

paléontologie
géologie
minéralogie

4e SERIE T. 3 1981 N° 4

Octobre-Décembre 1981

BULLETIN
du
MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

57, rue Cuvier, 75005 Paris

Directeur : Professeur E. R. Brygoo

Section C : SCIENCES DE LA TERRE

Directeur : Pr L. Leclaire, Laboratoire de Géologie.
Rédaction : P. Dupérier.
Comité scientifique : J. Aubouin (Paris), R. G. C. Bathurst (Liverpool), W. H. Berger (La Jolla), Y. Coppens (Paris), B. Cox (Londres), D. S. Cronan (Londres), J. Fabriès (Paris), de Lumley (Paris), W. R. Riedel (La Jolla).
Comité de Lecture : J. P. Caulet, J. C. Fischer, L. Ginsburg, L. Leclaire, E. A. Perseil.
Les Membres du Comité scientifique sont membres de droit du Comité de Lecture qui désigne les rapporteurs dont un au moins est extérieur au Muséum.

Fondé en 1895, le *Bulletin du Muséum d'Histoire naturelle* est devenu à partir de 1907 : *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle.* Des travaux originaux relatifs aux diverses disciplines scientifiques représentées au Muséum y sont publiés. Il s'agit essentiellement d'études de Systématique portant sur les collections conservées dans ses laboratoires, mais la revue est également ouverte, depuis 1970 surtout, à des articles portant sur d'autres aspects de la Science : biologie, écologie, etc.

La *1re série* (années 1895 à 1928) comprend un tome par an (t. 1 à 34), divisé chacun en six fascicules regroupant divers articles.

La *2e série* (années 1929 à 1970) a la même présentation : un tome (t. 1 à 42), six fascicules par an.

La *3e série* (années 1971 à 1978) est également bimestrielle. Le *Bulletin* est alors divisé en cinq Sections et les articles paraissent par fascicules séparés (sauf pour l'année 1978 où ils ont été regroupés par fascicules bimestriels). Durant ces années chaque fascicule est numéroté à la suite (nos 1 à 522), ainsi qu'à l'intérieur de chaque Section, soit : Zoologie, nos 1 à 356 ; Sciences de la Terre, nos 1 à 70 ; Botanique, nos 1 à 35 ; Écologie générale, nos 1 à 42 ; Sciences physico-chimiques, nos 1 à 19.

La *4e série* débute avec l'année 1979. Le *Bulletin* est divisé en trois Sections : A : Zoologie, biologie et écologie animales ; B : Botanique, biologie et écologie végétales, phytochimie (fusionnée à partir de 1981 avec la revue *Adansonia*) ; C : Sciences de la Terre, paléontologie, géologie, minéralogie. La revue est trimestrielle ; les articles sont regroupés en quatre numéros par an pour chacune des Sections ; un tome annuel réunit les trois Sections.

S'adresser :

— pour les **échanges**, à la Bibliothèque centrale du Muséum national d'Histoire naturelle, 38, rue Geoffroy Saint-Hilaire, 75005 Paris, tél. 331-71-24 ; 331-95-60.
— pour les **abonnements** et **achats au numéro**, au Service de vente des Publications du Muséum, 38, rue Geoffroy Saint-Hilaire, 75005 Paris, tél. 331-71-24 ; 331-95-60. C.C.P. Paris 9062-62.
— pour tout ce qui concerne la **rédaction**, au Secrétariat du Bulletin, 57, rue Cuvier, 75005 Paris, tél. 587-19-17.

Abonnements pour l'année 1981

Abonnement général : 900 F.
Section A : Zoologie, biologie et écologie animales : 560 F.
Section B : Botanique, *Adansonia* : 280 F.
Section C : Sciences de la Terre, paléontologie, géologie, minéralogie : 180 F.

Numéro d'inscription à la Commission paritaire des publications et agences de presse : 1405 AD

BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
4e série, 3, 1981, section C (Sciences de la Terre, Paléontologie, Géologie, Minéralogie), nº 4

SOMMAIRE — *CONTENT*

A. Abad, J.-C. Fischer et L. Via. — Première découverte d'un Sépioïde (Cephalopoda, Dibranchiata) dans le Pliocène ibérique 287

First discovery of a Sepioid (Cephalopoda, Dibranchiata) in the Iberia Pliocene.

A. Attar, J. Fabre, Ph. Janvier et † J.-P. Lehman. — Les Vertébrés de la formation de Tiguentourine (Permo-Carbonifère, bassin d'Illizi, Algérie) 301

The Vertebrates from the Tiguentourine Formation (Permo-Carboniferous, drainage basin of Illizi, Algeria).

M. Gayet. — Considérations relatives à la paléoécologie du gisement cénomanien de Laveiras (Portugal) 311

Considerations relative to the palaeoecology of the Cenomanian locality of Laveiras (Portugal).

J. M. Mazin. — *Grippia longirostris* Wiman, 1929, un Ichthyopterygia primitif du Trias inférieur du Spitsberg 317

Grippia longirostris *Wiman, 1929, a primitive Ichthyopterygian from the lower Trias of the Spitsberg.*

J. Mlíkovský. — Relationships of the Eocene bird "*Numenius*" *gypsorum* Gervais 341

Affinités de l'Oiseau éocène « Numenius » gypsorum *Gervais.*

L. Ginsburg, J. Huin et J.-P. Locher. — Les Rhinocerotidae (Perissodactyla, Mammalia) du Miocène inférieur des Beilleaux à Savigné-sur-Lathan (Indre-et-Loire) 345

The Rhinocerotids (Perissodactyla, Mammalia) from lower Miocene of Les Beilleaux at Savigné-sur-Lathan (Indre-et-Loire).

E. Heintz et M. Dubar. — Place et signification des dépôts villafranchiens de Moustiers-Ségriès et faune de Mammifères de Cornillet (Alpes de Haute-Provence). 363

Position and signification of the villafranchian deposits of Moustiers-Ségriès and mammalian fauna of Cornillet (Alpes de Haute-Provence).

P. E. Biron et J.-M. Dutuit. — Figurations sédimentaires et traces d'activité au sol dans le Trias de la formation d'Argana et de l'Ourika (Maroc)..... 399

Sedimentary patterns and animal lebenspuren from the Trias of the Argana formation and the Ourika (Maroc).

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **3**, 1981,
section C, nº 4 : 287-299.

Première découverte d'un Sépioïde (Cephalopoda, Dibranchiata) dans le Pliocène ibérique

par Antonio Abad, Jean-Claude Fischer et Luis Via

Résumé. — Le gisement pliocène de « la Plaça de les Bruixes », au nord-est de Molins de Rei (province de Barcelone, Espagne), est présenté par un ensemble d'observations biostratigraphiques, paléogéographiques et paléoécologiques, pour la plupart inédites. Le sépion trouvé *in situ* est décrit et attribué à *Sepia rugulosa* Bellardi, 1872, espèce précédemment connue par un matériel très fragmentaire provenant du Pliocène d'Italie du Nord.

Resumen. — *Primer hallazgo de un Sepioideo (Cephalopoda, Dibranchiata) en el Plioceno ibérico.* — El yacimiento plioceno de « la Plaça de les Bruixes », al N.E. de Molins de Rei (Provincia de Barcelona, España), es presentado por un conjunto casi inédito de observaciones biostratigráficas, paleogeográficas y paleoecológicas. La concha o hueso encontrado *in situ*, que se describe, se atribuye a *Sepia rugulosa* Bellardi, 1782, especie conocida por un material muy fragmentario procedente del Plioceno de Italia del Norte.

Abstract. — *First discovery of a Sepioid (Cephalopoda, Dibranchiata) in the Iberian Pliocene.* — The pliocene outcrop of " la Plaça de les Bruixes ", N.E. of Molins de Rei (Province of Barcelona, Spain) is presented by an ensemble of biostratigraphical, paleogeographical and paleoecological observations, most of them being new. The sepion found *in situ* is described and related to *Sepia rugulosa* Bellardi, 1872, species previously known by poorly preserved material only, from the Pliocene of North Italy.

A. Abad et L. Via, *Laboratoire du Musée géologique du Grand Séminaire de Barcelone (Espagne).*
J.-C. Fischer, *Institut de Paléontologie du Muséum national d'Histoire naturelle, associé au CNRS (LA 12), Paris (France).*

Introduction

Corps parfaitement insubmersibles, les sépions ne peuvent se trouver sédimentés qu'en cas d'échouage par assèchement de lagune ou par laisse de mer ; ceci peut expliquer leur extrême rareté à l'état fossile, alors même que rien ne permet de supposer que les Sépioïdes aient été, au cours du Néogène en tout cas, sensiblement moins abondants que dans la nature actuelle. Aussi, la découverte d'un sépion fossile constitue toujours une source intéressante d'informations sur ce groupe dont l'histoire évolutive ne nous est que très imparfaitement connue.

C'est à l'un de nous (A. A.) que revient la découverte du premier sépion signalé dans le Pliocène d'Espagne [1], et qui fait l'objet principal de la présente note. Du Pliocène, en

1. Le Miocène d'Espagne avait précédemment livré, dans un gisement d'Andalousie, un sépion qui a été décrit par Ramis et Meléndez (1966) sous le nom de *Sepia (Parasepia) orbignyana* Ferussac, ssp. *betica* n. ssp.

effet, n'était jusqu'ici connu qu'un petit nombre d'espèces européennes de Sépioïdes (huit en tout), provenant exclusivement d'Italie du Nord. Le spécimen du Pliocène d'Espagne se rapporte typiquement à l'une d'entre elles, *Sepia rugulosa* Bellardi, 1872, établie d'après un matériel très incomplet et dont nous allons pouvoir préciser les caractères.

Mais il convient, au préalable, d'apporter un complément d'informations biostratigraphiques, paléogéographiques et paléoécologiques sur le gisement de « la Plaça de les Bruixes », d'où provient notre spécimen et qui n'avait encore fait l'objet d'aucune étude d'ensemble.

Situation Géographique du gisement : Le gisement d'où provient notre matériel se trouve sur la commune de Molins de Rei, localité située à 7 km à l'ouest de Barcelone. Il s'agit d'une ancienne marnière, autrefois activement exploitée et qui s'ouvre (fig. 1) à 1 km à gauche sur la route menant de Molins de Rei à Sant Bartomeu, au lieu-dit « Terral de la Plaça de les Bruixes » (coordonnées géographiques : 40°25'20" N — 2°2'4" E).

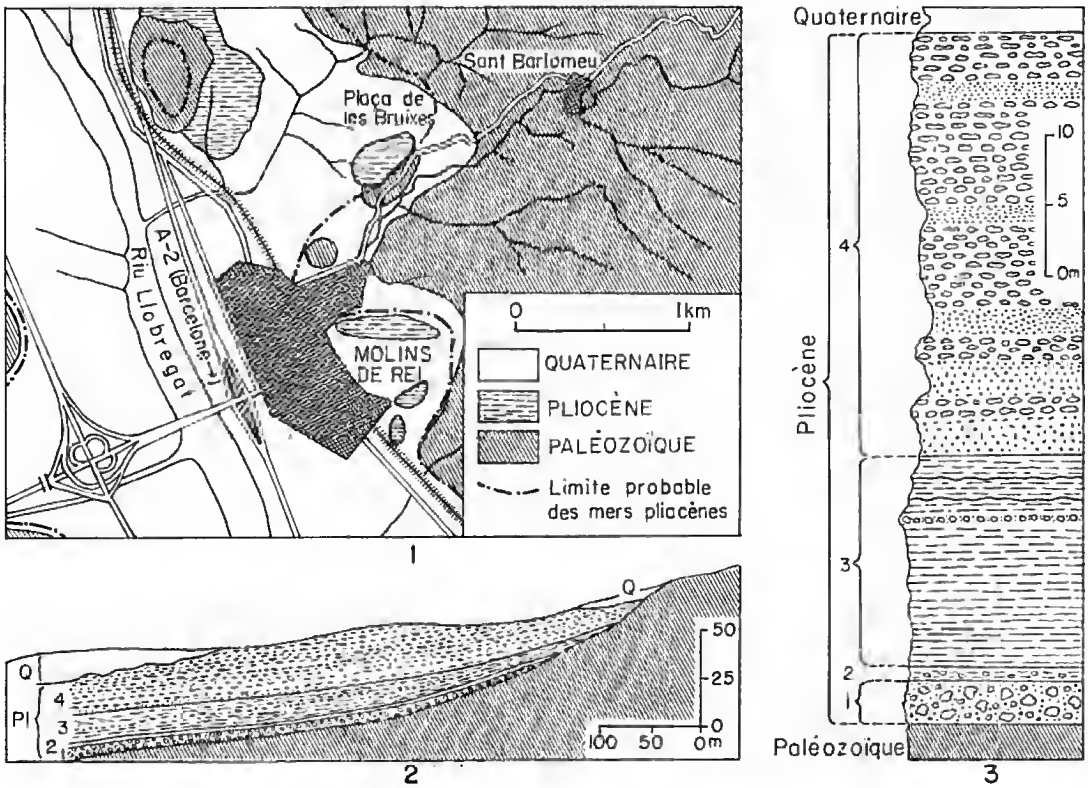


Fig. 1-3. — Le gisement pliocène du « Terral de la Plaça de les Bruixes ». 1, carte de situation [en partie d'après les publications de J. Almera (1900) et de l'IGME (1930, 1975)] ; 2, coupe géologique simplifiée de l'affleurement ; 3, colonne stratigraphique établie d'après les données de l'ensemble de l'affleurement.

DESCRIPTION STRATIGRAPHIQUE

Les affleurements pliocènes sont représentés, dans la région de Molins de Rei, par une succession de lambeaux mis à découvert par l'exploitation ou par l'érosion (fig. 1), et qui reposent en discordance sur des matériaux paléozoïques variés : schistes ordoviciens et siluriens, calcaires dévoniens, lydites carbonifères.

Au lieu-dit « Terral de la Plaça de les Bruixes », dont la stratigraphie n'avait été que partiellement esquissée par J. Almera (1894, 1907), Almera et Bofill (1898), J. Civis Llovera (1976) et Martinell et Marquina (1980), les falaises vives de la marnière montrent, au-dessus du Paléozoïque, une série pliocène épaisse d'environ 50 m (fig. 2 à 5) où se succèdent les niveaux suivants de bas en haut :

1. — 3 m de brèches formées d'éléments paléozoïques (schistes et lydites carbonifères, calcaires dévoniens) de dimensions très variées (2 à 200 cm), emballés dans un ciment calcaire friable ; quelques blocs présentent des traces de forage imputables à des Pholadidae, et ce niveau contient des débris de Spondylidae spécifiquement indéterminables.

2. — 1 m de marnes jaunâtres sableuses, très fines, contenant quelques blocs schisteux ; ces marnes renferment une faune abondante mais peu variée de Bivalves et de Gastropodes (voir liste p. 292 et 293) [1], à test mal conservé sauf pour les Pectinidae et les Ostreidae, ainsi que des débris de végétaux divers parmi lesquels on peut identifier la présence du genre *Populus* (restes foliaires) : c'est de ce niveau que provient également le Sépioïde dont il va être question. Ce niveau, qui n'affleure qu'à l'extrémité sud-ouest du gisement, n'avait encore été ni repéré, ni décrit ; et toutes les références faites, depuis J. Almera, à des « niveaux inférieurs » ou à des « marnes jaunâtres », doivent donc être interprétées par rapport à des niveaux décrits dans des coupes stratigraphiques publiées antérieurement à ce présent travail.

3. — 15 m d'argiles et de marnes bleuâtres sableuses, contenant des nodules pyriteux intraformationnels, et présentant des intercalations charbonneuses discontinues de quelques millimètres d'épaisseur. Ces marnes renferment une faune abondante et parfaitement conservée, composée principalement de Bivalves et de Gastropodes (voir liste p. 292 et 293) ; à leur tiers supérieur s'intercale une brèche conglomératique d'environ 40 cm d'épaisseur, à éléments arrondis ou anguleux qui sont emballés dans un sable friable dépourvu de macrofossiles, et les cinq derniers mètres présentent deux surfaces durcies fortement oxydées. Les niveaux 2 et 3 correspondent aux « argiles gris bleuâtre » de J. Almera (1907) ; le niveau 3 correspond pour partie à l'unité « U_1 » de Martinell et Marquina (1980), d'où proviendrait le matériel qu'ils ont étudié et sur lequel ils ont relevé un fort pour-

1. Nous remercions Mme A. Lauriat-Rage et M. Ph. Brébion d'avoir bien voulu contrôler la taxonomie et la répartition stratigraphique des espèces de Bivalves et de Gastropodes citées sur cette liste.

Nous remercions également Mme J. Brondel, Mlle S. Vrain, M. J. M. Moraleja et M. D. Serrette pour leur collaboration à l'expression graphique du présent travail.

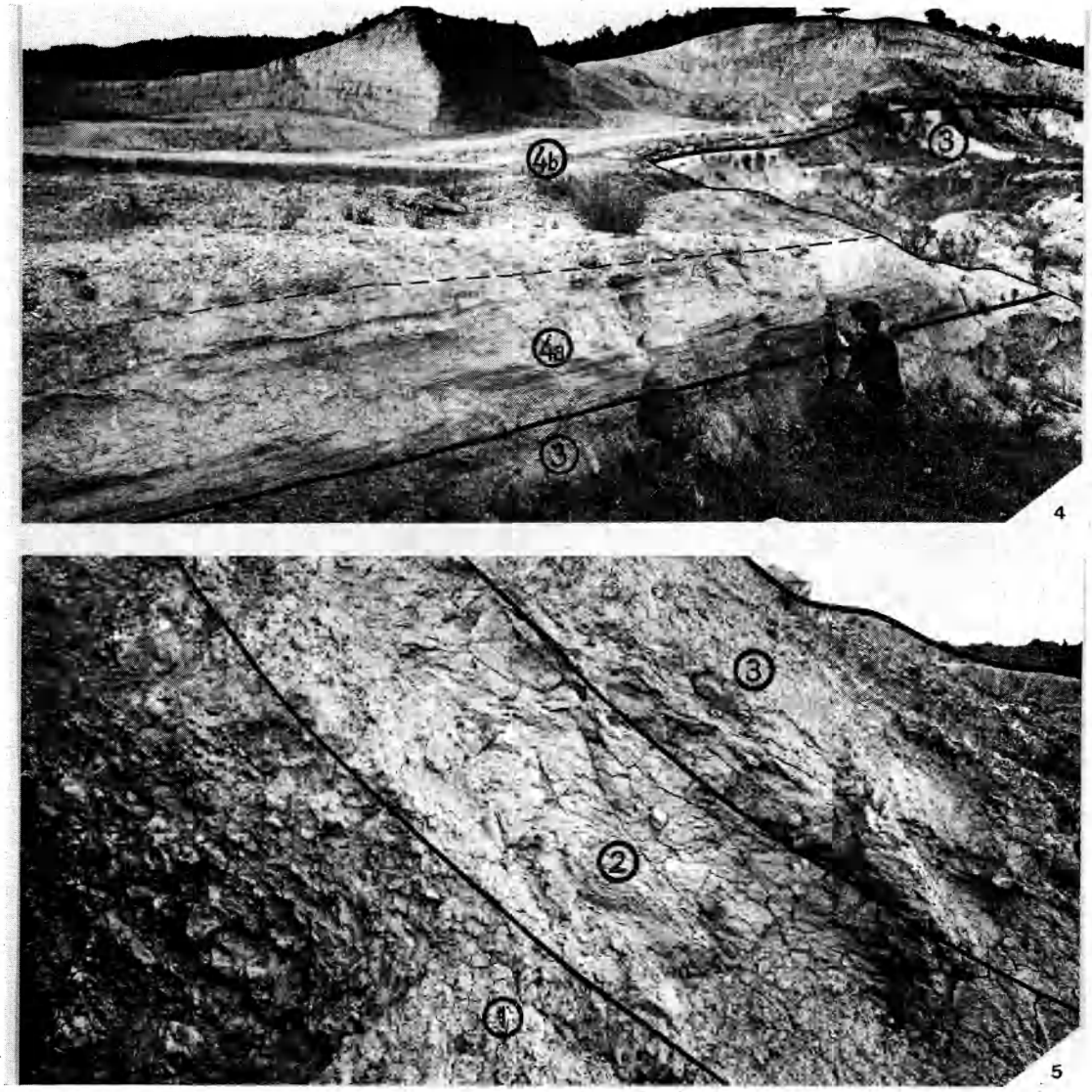


Fig. 4-5. — Vues actuelles de l'affleurement pliocène du « Terral de la Plaça de les Bruixes ». 4, partie haute de la marnière, montrant le grand dépôt supérieur de brèches, activement exploité (4b), les marnes jaunâtres, à la base du dépôt supérieur de brèches (4a), et les marnes bleuâtres, très fossilifères (3) ; 5, coupe encore visible à l'extrémité sud-ouest de l'affleurement où les dépôts pliocènes, en pente très accentuée, s'appuient sur le socle paléozoïque sous-jacent (en 3, les marnes bleuâtres, surmontées par des déblais ; en 2, les marnes jaunâtres ; en 1, le niveau bréchique de base).

centage de coquilles de Gastropodes présentant des traces de perforation (prédation) [1]. En ce qui concerne la microfaune, ce niveau 3 renferme, d'après J. Civis Llovera (1976), une prédominance des genres benthiques *Florilus*, *Bolivinia*, *Cibicides* et *Lenticulina*.

4. — 30 m de brèches (fragments anguleux de quartz et schistes paléozoïques de dimension inférieure à 30 cm) alternant avec des marnes sableuses jaunâtres fossilifères (voir liste p. 292 et 293). La plupart des fossiles sont ici dépourvus de leur test, sauf en ce qui concerne les Madréporaires, le Brachiopode *Megerlia truncata*, les Bivalves Pectinidae et Ostreidae, et les Balanes. En ce qui concerne les Foraminifères benthiques, J. Civis Llovera (1976) signale « un changement brusque de la faune dans les niveaux sableux intercalés dans le dépôt conglomératique supérieur où, en plus d'une moindre diversité spécifique, on constate une nette prédominance du genre *Elphidium* ».

Cette série pliocène est surmontée, en légère discordance, par une couverture de brèches, loess et caliches, classiquement attribués au Pléistocène moyen.

On s'accordait, depuis le travail d'Almera et Bofill (1898) sur les malacofaunes pliocènes de Catalogne, pour considérer comme plaisanciennes les marnes des niveaux inférieurs de la région de Molins de Rei, tandis que les brèches des niveaux supérieurs étaient attribuées à un équivalent latéral de l'Astien. A St. Feliu de Llogrebat, localité voisine de Molins de Rei, J. Magné (1978) a pu récemment distinguer, d'après les associations de Foraminifères, un Pliocène inférieur correspondant à la série détritique de base, et un Pliocène moyen correspondant à la série essentiellement argileuse, équivalent des « marnes bleues » de J. Civis Llovera (1976). L'analyse (tableau 1) des faunes récoltées par nous (A. A. et L. V.) dans le gisement de « la Plaça de les Bruixes » vient confirmer la singularité de la faune du niveau 4, attribuable au Pliocène récent, tandis que les niveaux sous-jacents (dont le niveau 2 d'où provient le Sépioïde) pourraient représenter les horizons moyens à inférieurs du Pliocène.

INDICATIONS PALÉOGÉOGRAPHIQUES ET PALÉOÉCOLOGIQUES

Le « Terral de la Plaça de les Bruixes » se situe au bord de ce qui fut la « ria » pliocène au fond de laquelle se sont déposés les sédiments de même âge qui affleurent, un peu plus au nord, sous le village voisin de Papiol et qui ont permis à J. Almera et à A. Bofill (1898, 1907) de décrire l'une des séries stratigraphiques les plus représentatives et les plus détaillées de la région.

La transgression pliocène a commencé ici, dans notre gisement, avec le dépôt des brèches du niveau 1, vraisemblablement au pied d'une falaise comme l'atteste la présence de gros blocs et de débris de Spondylidae (épilithes fixés, indicateurs de paléosubstrats durs).

1. La liste des espèces de Gastropodes publiée par ces auteurs est partiellement complémentaire à celle qui est relative à nos propres récoltes dans le niveau 3 : ils citent entre autres « *Astraea (Bolma) rugosa* (Linné)... *Genota (Acamptogenotia) intorta* (Brocchi), ... *Actaeon tornatilis* (Linné), *Roxania utriculus* (Brocchi) ». Quelques autres espèces, par contre, ne se trouvent pas citées par eux, telles que *Coralliophila (Orania) fusula* (Brocchi) et *Gemmula turrifera* (Nyst).

TABLEAU. I. — Liste des espèces (macroflore et macrofaune) récoltées dans le gisement pliocène de « la Plaça de les Bruixes » (niveaux 1 à 4) et leur extension stratigraphique connue en Europe occidentale du Miocène à l'Actuel.

LISTE DES ESPÈCES PLIOCÈNES DE "LA PLAÇA DE LES BRUIXES"	niveaux 1	2	3	4	MIOC.	PLIOC. inf.	PLIOC. moy.	PLIOC. sup.	PLÉIST	HOLOC.
ANGIOSPERMOPHYTES										
Populus sp.		○								
restes indéterminables		○		○						
MADRÉPORAIRES										
Madracis almerai (de Angelis)				○		■	■	■		
Flabellum avicula (Michelotti)			○		■	■	■	■		
Eupsammia praelonga (Michelotti)			○		■	■	■	■		
BRACHIOPODES										
Megerlia truncata (Linné)			○	○		■	■	■	■	■
MOLLUSQUES SCAPHOPODES										
Dentalium inaequale Bronn		○	●		■	■	■	■		
MOLLUSQUE BIVALVES										
Yoldia nitida (Brocchi)		○	⊙		■	■	■	■	■	
Barbatia barbata (Linné)		○			■	■	■	■		■
Anadara diluvii (Lamarck)		○	●	○	■	■	■	■		■
Glycymeris bimaculata (Poli)			○		■	■	■	■		■
Pinna pectinata brocchii d'Orbigny			○			■	■	■	■	
Amussium cristatum (Bronn)			⊙	○	■	■	■	■		
Amussium (Korobkovia) oblongum (Philippi)			○		■	■	■	■		
Chlamys (Lyropecten) seniensis (Lamarck)			○	○	■	■	■	■		
Chlamys (Lyropecten) bollenensis (Mayer)		○	●	⊙		■	■	■	■	
Chlamys (Microchlamys) latissima (Brocchi)				○	■	■	■	■		
Pecten (Oppenheimopecten) benedictus Lamarck			○	○		■	■	■	■	■
Spondylus sp.	⊙									
Anomia ephippium Linné			○	⊙	■	■	■	■	■	■
Pycnodonte cochlear navicularis (Brocchi)		●	●	●	■	■	■	■		
Ostrea perpiniana Fontannes			○	●		■	■	■		
Chama (Psilopus) gryphoides Linné			○		■	■	■	■	■	■
Mactra sp.		○								
Tellina sp.		○								
Venus (Ventrocoloidea) multilamellosa (Lamarck)			○		■	■	■	■	■	■
Venus sp.				○						
Pelecyora islandicoides (Lamarck)			⊙		■	■	■	■		
Timoclea ovata (Pennant)			○			■	■	■	■	■
Corbula (Varicorbula) gibba gibba (Olivi)			●		■	■	■	■	■	■
Gastrochaena dubia (Pennant)				⊙	■	■	■	■	■	■
MOLLUSQUES GASTROPODES										
Turritella tricarinata tricarinata Brocchi			⊙		■	■	■	■		
Turritella rhodanica Fontannes			⊙			■	■			
Turritella (Zaria) subangulata Brocchi			●		■	■	■	■		
Melanopsis (Lyrcaea) matheroni Mayer			○			■	■			

○ de 1 à 5 spécimens
⊙ de 6 à 10 spécimens
● plus de 10 spécimens

TABLEAU I *(suite)*. — Liste des espèces (macroflore et macrofaune) récoltées dans le gisement pliocène de « la Plaça de les Bruixes » (niveaux 1 à 4) et leur extension stratigraphique connue en Europe occidentale du Miocène à l'Actuel.

LISTE DES ESPÈCES PLIOCÈNES DE "LA PLAÇA DE LES BRUIXES"	niveaux 1	2	3	4	MIOC.	PLIOC. inf.	PLIOC. moy.	PLIOC. sup.	PLÉIST	HOLOC.
○ de 1 à 5 spécimens; ⊙ de 6 à 10 spécimens; ● plus de 10 spécimens										
MOLLUSQUES GASTROPODES (suite)										
Petaloconchus (Macrophragma) intortus (Lamarck)			○		—	—	—	—		
Thericium vulgatum (Bruguière)			⊙		—	—	—	—	—	—
Scala (Fuscoscala) tenuicosta (Michaud)			○		—	—	—	—	—	—
Calyptraea chinensis (Linné)				○	—	—	—	—	—	—
Aporrhais uttingeriana (Risso)		○	⊙		—	—	—	—	—	
Natica millepunctata Lamarck			○		—	—	—	—	—	—
Natica sp.				○						
Euspira helicina (Brocchi)		○	○		—	—	—	—		
Galeodea echinophora (Linné)		○	○			—	—	—	—	—
Argobuccinum (Ranella) giganteum (Lamarck)			○			—	—	—	—	—
Truncularia opsis trunculus (Linné)			○		—	—	—	—		
Hadriana craticulata (Linné)			○			—	—	—	—	—
Coralliophila (Orania) fusula (Brocchi)			○			—	—	—		
Nassarius elatus (Gould)			●		—	—	—	—	—	—
Nassarius italicus (Mayer)			●		—	—	—	—		
Nassarius bellenensis (Tournouer)			○		—	—	—	—		
Nassarius semistriatus (Brocchi)			○		—	—	—	—		
Fusus longiroster Brocchi			○			—	—	—		
Fusus lanellosus Borson			○		—	—	—	—		
Mitraria bitenuata (Fontannes)			○			—	—			
Bonellitia serrata (Bronn)			○			—	—	—		
Turricula (Surcula) dimidiata (Brocchi)		○	⊙		—	—				
Turricula (Knefastia) allioni (Bellardi)			○			—	—			
Gemmula turrifera (Nyst)			○			—	—			
Brachytoma obtusangula (Brocchi)			○		—	—	—	—		
Mangelia (Cytharella) costata (Donovan)			○		—	—	—	—	—	—
Conus sp.			○							
Strioterebrum pliocenicum (Fontannes)			○			—	—			
MOLLUSQUES CÉPHALOPODES										
Sepia rugulosa Bellardi		○			- -	- -	- -	—		
CRUSTACÉS CIRRIPÈDES										
Balanus spongicola Bronn				●	—	—	—	—	—	—
Balanus (Megalobalanus) tulipiformis Ellis				○	—	—	—	—	—	—
CRUSTACÉS DÉCAPODES										
Geryon latifrons van Straelen			○		—	—	—	—		
Eryphia sp.			○							
ÉCHINODERMES										
Brissopsis papiolensis Lambert		○				—	—	—		
Radioles d'Echinides			●							

La sédimentation pélitique qui s'est ensuite installée avec les marnes du niveau 2 s'est faite en milieu ouvert (aucun indice de confinement) et à proximité du rivage (présence de débris végétaux, abondance des quartz et forte imprégnation d'hydrate ferrique), probablement sous une faible profondeur d'eau, avec une majorité d'espèces fouisseuses traduisant la généralisation de paléosubstrats fins meubles, et quelques espèces fixées (Arcidae, Ostreidae), révélatrices d'éléments rocheux ou de substrats coquilliers situés à proximité (le mélange d'espèces provenant de biotopes ainsi différents suggère le développement de courants locaux). Ces divers points d'interprétation se trouvent parfaitement en accord avec les conclusions successivement apportées par J. Almera (1894), J. Civis Llovera (1976) et Martinell et Marquina (1980).

Avec le niveau 3 (argiles et marnes bleuâtres à nodules pyriteux), le milieu serait devenu réducteur, à faunes benthiques essentiellement fouisseuses ou pivotantes, où l'on note la persistance de quelques formes traduisant des influences plus ou moins tropicales (rares Madréporaires et Gastropodes des genres *Coralliophila*, *Nitraria*, *Gemmula*, *Brachytoma*, *Conus*, *Strioterebrum*).

La brèche conglomératique qui s'intercale dans le niveau 3, ainsi que les minces lits charbonneux qui s'y disséminent, pourraient être les indices d'épisodes torrentiels, prémices de perturbations probablement responsables des brèches qui envahissent progressivement le niveau 4. Dans ce dernier niveau, les intercalations de marnes jaunâtres fossilifères, à faunes mélangées, traduiraient des fluctuations surtout initiales de ce nouveau régime. Il est à noter que vers le sud de Molins de Rei, c'est-à-dire vers le large de l'ancienne mer pliocène, les brèches disparaissent graduellement au profit des marnes jaunâtres fossilifères.

Le sépion récolté *in situ* dans le niveau 2, probablement poussé à la côte sous l'effet des courants locaux (courants de marée ?), confirme le caractère éminemment littoral de cette formation [1]. Le fait qu'il soit conservé dans ses moindres détails (ni brisé, ni usé, seulement clivé au dégagement) indique qu'il est contemporain du sédiment (non remanié) et qu'il s'est trouvé rapidement enfoui, très probablement à proximité ou sur le lieu même de la mort de l'organisme.

DESCRIPTION PALÉONTOLOGIQUE

A l'exception du Sépioïde, le premier qui soit signalé dans le Pliocène d'Espagne, la faune du « Terral de la Plaça de les Bruixes » n'offre aucune nouveauté particulière, toutes les espèces rencontrées étant bien connues, notamment dans la région et grâce aux travaux d'Almera et Bofill (1898), J. Almera (1907), L. Via (1948), J. Civis Llovera (1976), Martinell et Marquina (1980), ou dans d'autres secteurs du Pliocène méditerranéen d'Espagne [2].

1. Voir les raisons données au début de cet article. En outre, on a tout lieu de penser que les Sépioïdes fossiles ont été, en tout cas au Néogène et comme leurs représentants actuels, des organismes nectoniques côtiers.

2. Voir notamment le travail de J. Martinell (1977) sur les Gastropodes pliocènes de Catalogne, et les travaux de Brébion *et al.* (1971, 1977) sur les faunes pliocènes de la province d'Alicante.

Le sépion, par contre, mérite une attention particulière du fait de son bon état de conservation et de la pauvreté des informations que nous possédons sur les Sépioïdes fossiles.

Classe *CEPHALOPODA* Cuvier, 1797

Sous-classe Dibranchiata Owen, 1836

Ordre DECAPODA Leach, 1818

Sous-ordre Sepioidea Naef, 1916

Famille SEPIIDAE Kerferstein, 1866

Genre **SEPIA** Lamarck, 1801

Sepia (**Sepia**) **rugulosa** Bellardi, 1872
(Fig. 6-10)

1872. *Sepia rugulosa* Bellardi : 15, pl. 2, fig. 1.
1878. *Sepia rugulosa* ; TIBERI : 67.
1904. *Sepia rugulosa* ; SACCO : 3, 4.
? 1904. *Sepia rugulosa* var. *miocebana* Sacco : 3, pl. 1, fig. 1.
1920. *Sepia rugulosa* ; BÜLOW-TRUMMER : 247.

MATÉRIEL. — Sépion fossilisé en carbonate de chaux fortement imprégné d'hydrate ferrique, clivé dorso-ventralement et partiellement dégradé au dégagement. Récoltes A. ABAD (niveau 2). Collections du Musée géologique du Grand Séminaire de Barcelone, nº 32441 (a et b).

DIMENSIONS. — Longueur totale, 130 mm ; longueur du bouclier, 128,5 mm ; largeur du bouclier, 51 mm ; largeur du phragmocône, 48 mm.

DESCRIPTION

Sépion de contour presque parfaitement elliptique, à profil dorsal peu élevé et très peu arqué, autant qu'on peut en juger par la reconstitution réalisée en tenant compte des faibles déformations du fossile (fig. 9). Rostre extrêmement court (brisé sur le fossile, il présente à son point de raccordement avec le bouclier une section de seulement 2 mm de diamètre, et l'amorce de son profil laisse à penser qu'il n'excédait pas 3 mm de long). Bouclier dorsal à marge extrêmement mince et débordant à peine le phragmocône dans la région antérieure, par contre plus épais et largement enveloppant dans la région postérieure. Surface dorsale marquée par trois côtes longitudinales arrondies, faiblement divergentes, dont les deux latérales s'estompent aux trois-quarts de leur longueur (la médiane atteignant seule le bord antérieur), et ornée de rides transversales se transformant en granules vers les bords latéraux. Siphon s'élevant sur environ un quart de la longueur totale du

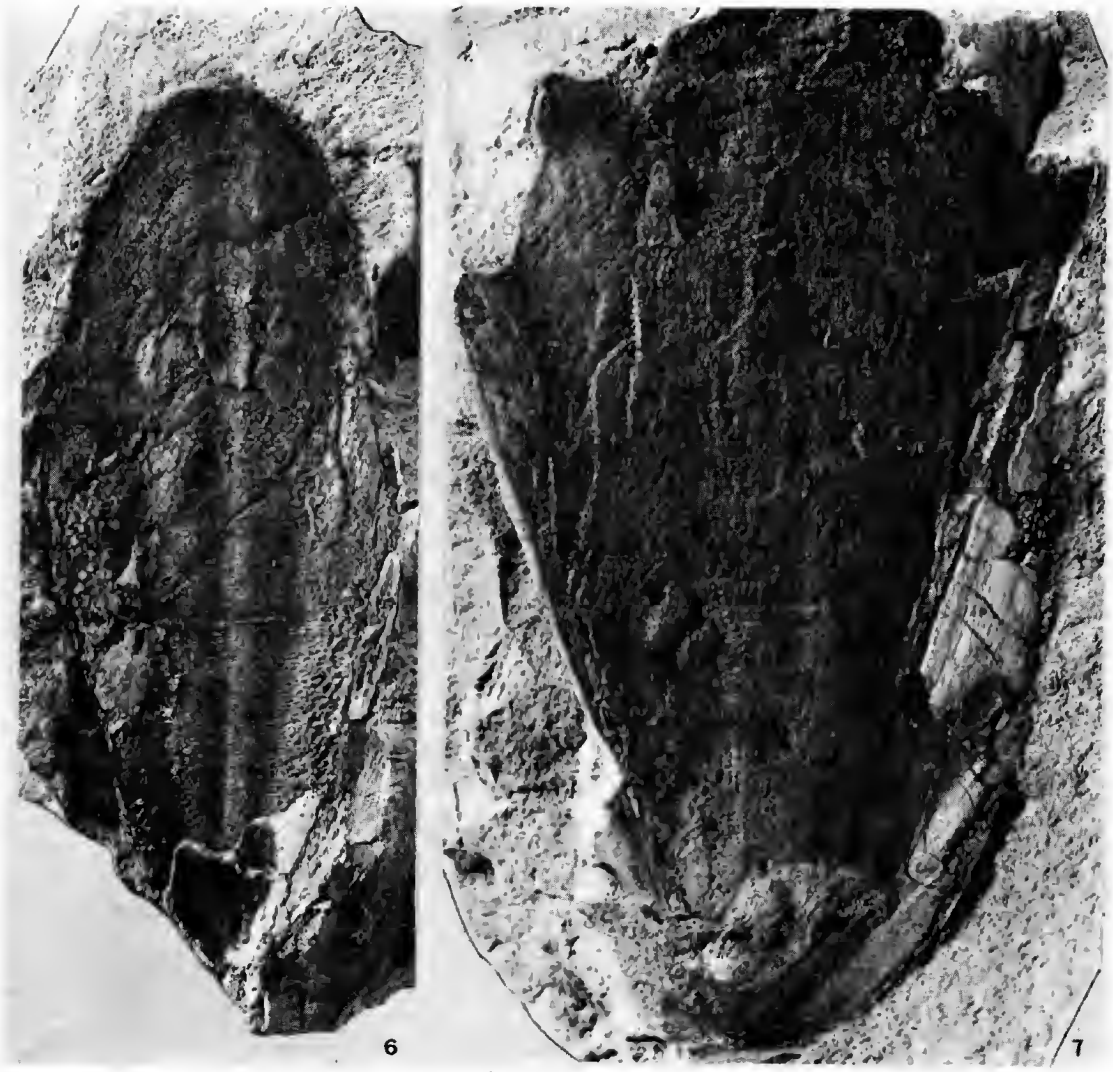


Fig. 6-7. — *Sepia rugulosa* Bellardi, spécimen du Pliocène de « la Plaça de les Bruixes ». 6, vue ventrale, × 1 ; 7, vue dorsale, × 1,5.

sépion. Phragmocône partiellement détruit dans la région centrale (décollé et perdu au clivage), mais dont l'arc de courbure (représenté fig. 9) et les traces restantes permettent de supposer que la dernière lame calcaire devait s'étendre sur au moins 45 mm de long (soit environ 35 % de la longueur totale). La surface antérieure du phragmocône montre une striation d'accroissement qui correspond à l'impression dorsale des septes. Septes à bord siphonal de contour régulièrement ogival, apparemment dépourvu d'inflexions. Fourchette relativement étroite, à rebord ventral peu développé.

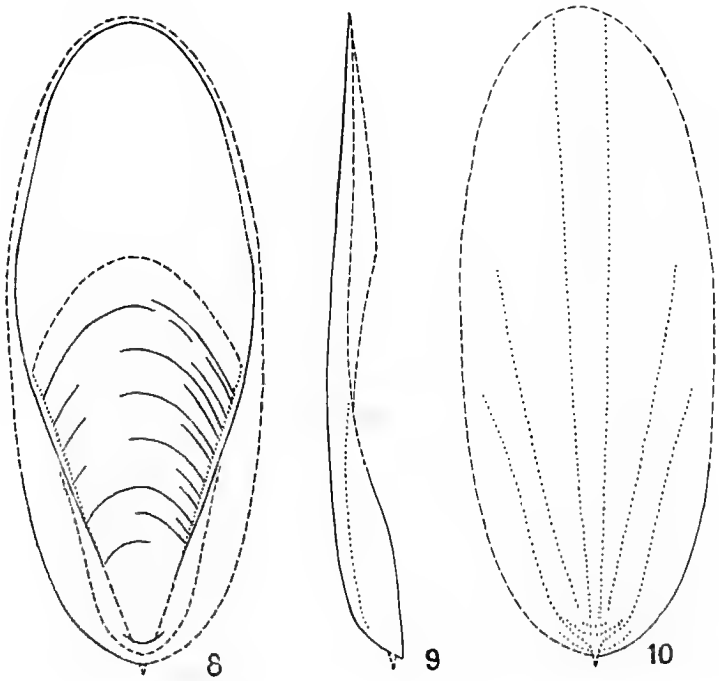


Fig. 8.-10 — Schéma de reconstitution du sépion de *S. rugulosa*, d'après le spécimen du Pliocène de « la Plaça de les Bruixes ». 8, vue ventrale ; 9, vue latérale ; 10, vue dorsale. × 2/3.

Observations

Ce spécimen s'écarte très nettement de *S. verrucosa* Bellardi, 1872, du Pliocène d'Italie du Nord, par sa forme plus étroite et son ornementation dorsale beaucoup plus fine. On peut, par contre, l'attribuer sans hésitation à *S. rugulosa*, espèce fondée sur un matériel très incomplet (Bellardi, 1872) mais présentant une parfaite similitude de taille, des proportions sensiblement équivalentes et le même type d'ornementation dorsale (aspérités de la région postéro-médiane relativement fines, devenant granuleuses vers les bords latéraux et s'estompant du côté antérieur).

Sacco (1904 : 3) a attribué à cette espèce, sous le nom de variété *miocebana*, une forme du Miocène inférieur d'Italie du Nord, non sans avoir également souligné les affinités qu'elle présente avec les espèces miocènes *S. michelotti* Gastaldi et *S. lovisatoi* Parona. Il nous manque les éléments de comparaison nécessaires pour pouvoir entrer dans cette discussion, mais nous devons cependant signaler qu'il existe une parfaite similitude de taille et de contour entre notre spécimen et l'unique figure, en vue dorsale, donnée par Sacco pour la variété *miocebana*. Cette constatation tendrait à confirmer, suivant l'interprétation de Sacco, l'attribution de cette forme miocène à *S. rugulosa*, en dépit de l'écart stratigraphique existant entre les deux. *S. lovisatoi* se distingue en tout cas par sa taille beaucoup plus grande, son ornementation dorsale moins accentuée, son contour rétréci postérieure-

ment et son rostre manifestement plus long (caractères qui la rapprocheraient à la fois de l'espèce miocène *S. vindobonensis* Schloenbach et de l'espèce pliocène *S. craverii* Gastaldi) ; *S. michelotti* est une espèce beaucoup plus étroite.

S. rugulosa, ainsi que les autres espèces qui viennent d'être citées, présente typiquement les caractères du genre *Sepia* s.str., tels qu'ils ont été précisés par Naef (1923) ; l'état encore très fragmentaire de nos connaissances concernant les limites de variabilité de ces espèces néogènes, aussi bien que les caractères de leur région postérieure et du siphon, rendrait cependant illusoire tout essai de comparaison phylogénétique avec leurs représentants actuels.

Répartition stratigraphique et géographique

A l'exception de la variété *miocebana*, indiquée par Sacco (1904 : 4) comme provenant de l'Aquitanien supérieur de Dintorni di Cena (Coni, Italie du Nord), toutes les provenances précédemment signalées pour *S. rugulosa* concernent le Plaisancien d'Italie péninsulaire (l'indication « Mioc. sup. » donnée par Bellardi dans sa description originelle a été ultérieurement rectifiée par Tiberi). Elle a été reconnue, toujours en état de rareté, d'une part dans le Piémont au mont Capriolo près de Bra, province de Coni (Bellardi, 1872) et à Taino près d'Angera, province de Novare (Sacco, 1904), d'autre part au mont du Vatican à Rome (Tiberi *fide* Ponzi, 1878).

Le spécimen que nous venons de décrire, en même temps qu'il a permis de préciser les caractères de cette espèce, étend donc considérablement son aire de répartition géographique : *S. rugulosa* apparaît dès lors comme une espèce du domaine méditerranéen nord-occidental au Pliocène, avec une forme ancestrale au Miocène pour autant que se trouve confirmée l'affinité que présente avec elle la variété *miocebana*.

OUVRAGES CITÉS

Almera, J., 1894. — Descripción de los depositos pliocénicos de la Cuenca del Bajo Llobregat y Llano de Barcelona. Parte I. *Mems R. Acad. Cienc. Artes Barcelona*, **3** : 1-93.

— 1900. — Mapa geológico y topográfico de la provincia de Barcelona. Región primera o de contornos de la capital. Échelle 1/40 000 (2e édit.).

— 1907. — Pliocénico del Llano de Barcelona. Catalogo de las fauna y flora contenidas en setos depósitos. *Mems R. Acad. Cienc. Artes Barcelona*, **3** : 109-355, 28 pl.

Almera, J., & A. Bofill, 1898. — Moluscos fósiles recogidos en los terrenos pliocénicos de Cataluña. *Boln Comn Mapo geol. Esp.*, Madrid, sér. 2, **4** : 1-222, 14 pl.

Bellardi, L., 1872. — I Molluschi dei terrini terziarrii del Piemonte e della Liguria, part. I, Turin : 1-364, 9 pl.

Brébion, Ph., G. Demarcq, A. Lauriat & C. Montenat, 1971. — Le Pliocène de la région d'Elche (province d'Alicante, Espagne) et sa faune de Mollusques. *Estudios geol. Inst. Invest. geol. Lucas Mallada*, **27** : 197-211.

Brébion, Ph., A. Lauriat-Rage, D. Pajaud, S. Pouyet & J. Roman, 1978. — Les faunes pliocènes des environs d'Aguilas (Provinces d'Almeria et de Murcia, Espagne méridionale). *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 3e sér., 511 (Sci. de la Terre 68) : 55-76.

Bülow-Trummer, E. V., 1920. — Cephalopoda Dibranchiata. *Fossilium Catalogus*, Berlin. I, Animalia, 11 : 1-313.

Civis Llovera, J., 1976. — Estudio de los Foraminíferos del Pliocene del N.E. de España. Salamanque (résumé de thèse de Doctorat) : 1-19.

I.G.M.E. (Instituto Geológico y Minero de España), 1930. — Mapa geológico de España, esc. 1/50 000. Memoria explicativa y hoja nº 420 (San Baudilio de Llobregat). Madrid (1re édit.).

— 1975. — *Ibid.*, nº 420 (Hospitalet de Llobregat). Madrid. 2e sér., Plan Magna.

Magne, J., 1978. — Études microstratigraphiques sur le Néogène de la Méditerranée nord-occidentale. I, les bassins néogènes catalans. Centre rég. publ. C.N.R.S., Toulouse : 1-264, 87 pl., 5 cartes.

Martinell, J., 1977. — Bepartición geográfica y estratigráfica de los Gastrópoda des Plioceno de l'Empordà (Girona, Catalunya). *Acta geol. hispánica*, Barcelone, **12** (4-6) : 98-102.

Martinell, J., & M. J. Marquina, 1980. — Señales de depredación en los Gastropoda procedente de un yacimiento pliocénico de Molins de Rei (Barcelona). Implicaciones paleoecológicas. *Acta geol. hispánica*, Barcelone, **13** (4) : 125-128, 1 pl.

Naef, A., 1923. — Die Cephalopoden. *In* Fauna e Flora del Golfo di Napoli. *Publ. Staz. zool. Napoli*, Berlin, **35** A : 1-863, 19 pl.

Ramis, C. A., & B. Meléndez, 1966. — Hallazgo de una sepia fósil en el Mioceno de Andalucia. *Boln R. Soc. esp. Hist. nat.*, (Geol.), **64** : 199-202.

Sacco, F., 1904. — I Molluschi dei terreni terziarii del Piemonte e delle Liguria, part. 30, Turin : 1-203, 31 pl.

Tiberi, N., 1878. — Céphalopodes, Ptéropodes, Hétéropodes vivants de la Méditerranée et fossiles du terrain tertiaire d'Italie. *Mém. Soc. Malacol. Belg.*, **13** (2e sér., 3) : 32-84.

Via, L., 1948. — Braquiuros fósiles de Barcelona y sus alrededores. *An. Esc. Perit. agric.*, Barcelone, **7** : 143-152, 1 pl.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **3**, 1981,
section C, nº 4 : 301-309.

Les Vertébrés de la formation de Tiguentourine (Permo-Carbonifère, bassin d'Illizi, Algérie) [1]

par Abdelmadjid Attar, Jean Fabre, Philippe Janvier et † Jean-Pierre Lehman

Résumé. — Des restes d'Actinoptérygiens, d'Élasmobranches et d'Acanthodiens, conservés dans des nodules ferrugineux, ont été découverts dans le sommet de la formation de Tiguentourine inférieure. La présence d'épines d'Acanthodiens ressemblant à celles d'*Acanthodes* suggère un âge stéphano-autunien qui n'est pas incompatible avec le reste de la faune, notamment les Actinoptérygiens.

Abstract. — Actinopterygian, acanthodian and elasmobranch remains, preserved in ferruginous nodules, have been discovered in the upper part of the lower Tiguentourine formation (Illizi basin, Algeria). The presence of acanthodian spines of *Acanthodes* type is suggestive of a Stephano-Autunian age, which is not inconsistent with the other components of the fauna, namely the Actinopterygians.

A. Attar : *SONATRACH-Exploration, Alger.*
J. Fabre : *Centre géologique et géophysique de CNRS, USTL, 34060 Montpellier Cedex.*
P. Janvier : *L.A. 12 du CNRS, Laboratoire de Paléontologie des Vertébrés, Université Paris VI, 4, place Jussieu, 75230 Paris Cedex 05.*
† J.-P. Lehman : *L.A. 12 du CNRS, Institut de Paléontologie, 8, rue de Buffon, 75005 Paris.*

Le matériel décrit ici a été récolté en 1965 (J. F.) et 1980 (A. A.) et appartient aux collections de l'Institut de Paléontologie du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris (sigle TIG). Les pièces sont toutes conservées en négatif dans des nodules ferrugineux et ont été étudiées par moulage en élastomère.

Cadre géologique

Au Sahara central, sur les confins algéro-lybiens, les « couches versicolores de Tiguentourine » couronnent la série paléozoïque (fig. 1, 2) et étaient considérées jusqu'alors comme stéphano-permiennes.

La série de Tiguentourine, définie par A. F. de Lapparent et M. Lelubre (1948), surmonte, dans le bassin d'Illizi (ex Polignac) et au Fezzan, des argiles et calcaires marins (formation d'El Adeb Larache, fig. 2), bien datés du Moscovien par leur microfaune (Freu-

1. La rédaction de la partie paléontologique de cette note avait été commencée par le Professeur J.-P. Lehman mais a été interrompue par son décès survenu en février 1981. L'achèvement de ce travail m'a été confié par L. Ginsburg, sous-directeur à l'Institut de Paléontologie du Muséum (P. J.).

LON, 1964 ; LEGRAND-BLAIN, 1980). Les géologues pétroliers (en particulier de la CREPS), puis l'un de nous (FABRE, 1967 ; FABRE *et al.*, 1976 ; BERTRAND-SARFATI & FABRE, 1972) en ont précisé la stratigraphie et la lithologie, mais sans mettre en doute un âge qu'en l'absence de fossiles caractéristiques on situait au Stéphanien ou au Permien. Cette série est, comme les formations sous-jacentes, affectée par des gauchissements et une flexure (l'anticlinal d'Edjeleh), et elle est recouverte en discordance angulaire par des grès (formation de Zarzaïtine, fig. 1, 2) bien datés du Trias par leur faune de Vertébrés (DE LAPPARENT *et al.*, 1958 ; LEHMAN, 1957, 1971) et leur microflore (ACHAB, 1970).

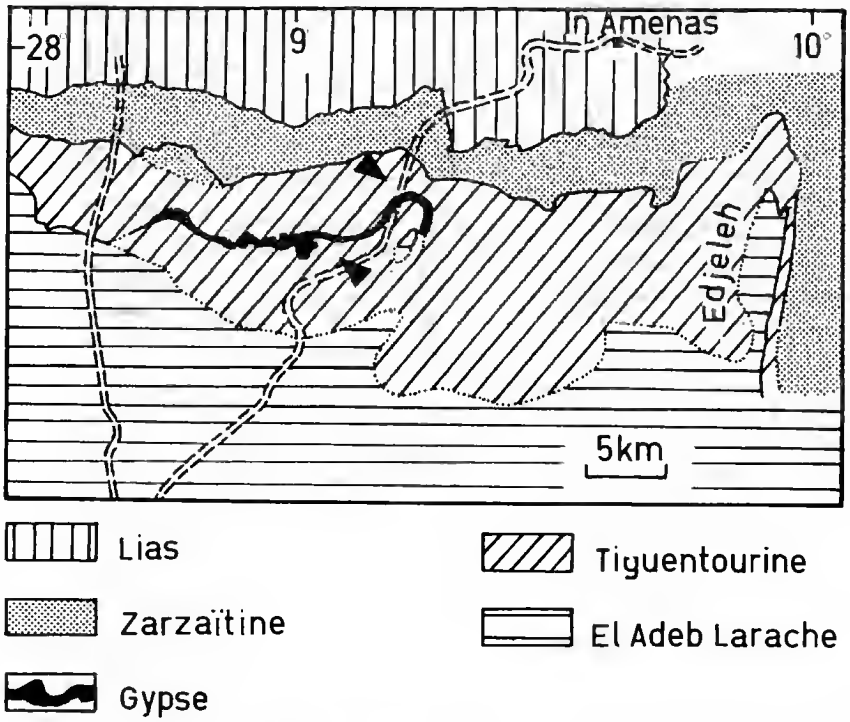


FIG. 1. — Carte schématique de la région de Tiguentourine, d'après la carte au 1/500 000 d'Illizi, simplifiée. Les figurés correspondent aux différentes « séries » et formations : « séries » de Zarzaïtine (Trias) et d'El Adeb Larache (Moscovien) et formations de Tiguentourine. Le sommet des triangles noirs indique les endroits où a été établie la colonne stratigraphique de la figure 2.

On peut distinguer, dans la série de Tiguentourine, deux formations : les formations de Tiguentourine inférieure et supérieure. La formation de Tiguentourine inférieure, épaisse de 75 à 150 m selon les endroits considérés, est constituée d'argiles vertes, rouges ou violettes à illite dominante et chlorite alternant avec de petits lits de silts, de grès très fins et de carbonates parfois oolithiques. Les sulfates se présentent soit sous forme de filonnets ou de lits de gypse secondaire, soit de nodules. Sa limite inférieure est prise à un horizon à boulets algaires (BERTRAND-SARFATI & FABRE, 1972) et sa limite supérieure

au toit d'un gros banc (3-4 m) de gypse qui fait corniche dans le paysage. Cette formation correspond à une sédimentation surtout terrigène, fine, à laquelle s'ajoutait par moments soit une précipitation calcique par les algues, soit une proportion variable de dolomie et de sulfate dans les périodes de confinement relatif. Le développement des stromatolites, des gastéropodes nains, des Esthéries et des poissons coïncide avec une raréfaction des apports argileux et l'arrivée des silts et sables fins. De nombreux niveaux d'argiles ou de silts craqués témoignent de brefs moments d'émersion et de dessication. Ces données suggèrent un paysage très plat, d'étangs ou de lagunes.

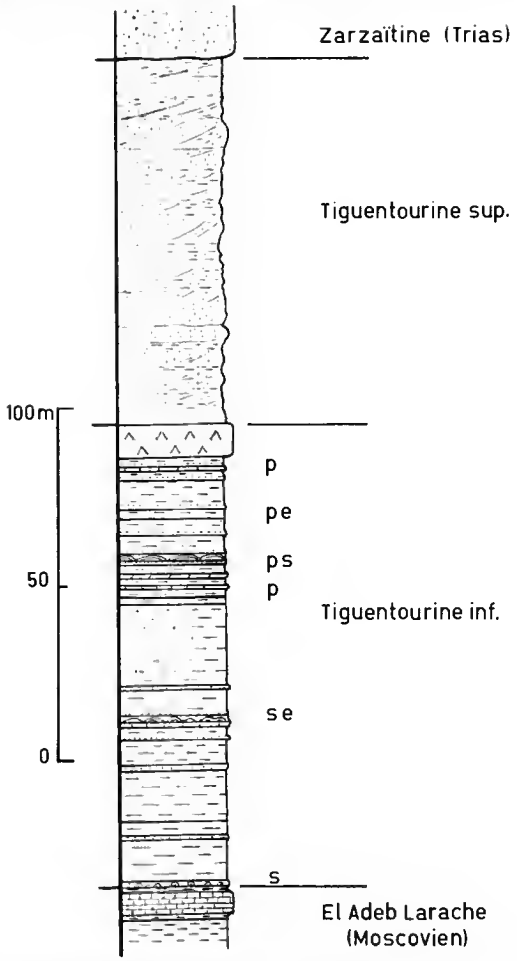


Fig. 2. — Colonne stratigraphique de la formation de Tiguentourine près de la piste d'In Amenas à Illizi. *p*, restes de poissons ; *e*, *Estheria* ; *s*, stromatolites.

Les grès rouges à stratification oblique et les argiles de la formation de Tiguentourine supérieure témoignent d'un changement notable du régime sédimentaire : les sables éolisés dominent, le cortège des minéraux lourds est beaucoup plus varié et les argiles sont sou-

vent kaoliniques. Cette formation, souvent bien reconnaissable de la précédente sur les diagraphies (P. S. et résistivité), apparaît, en subsurface, transgressive à la fois sur la formation inférieure et le Moscovien sous-jacent.

Faune de Vertébrés

Les restes de Vertébrés proviennent tous du sommet de la formation de Tiguentourine inférieure (*p.*, fig. 2). Ils sont conservés dans des nodules ferrugineux très plats et, par conséquent, très fragiles. Le matériel est donc principalement fragmentaire ; toutefois, certains nodules incomplets renferment des assemblages d'écailles ou d'os dermiques de de la tête en connexion, qui attestent de la présence probable de spécimens d'Actinoptérygiens complets (pl. I, 6, 12). La plupart des pièces ont été préparées par dissolution de la matière osseuse dans un bain d'HCl à 10 %, puis moulage de l'empreinte naturelle avec de l'élastomère.

1. Acanthodiens

Seuls deux petits fragments d'épines d'Acanthodiens ont été reconnus (fig. 3 ; pl. I, 3), mais ils témoignent de la présence certaine de ce groupe dans ce gisement. Les Acanthodiens s'éteignant à la fin du Permien inférieur, ces deux pièces permettent de fixer une limite supérieure à l'âge de cette partie de la formation de Tiguentourine.

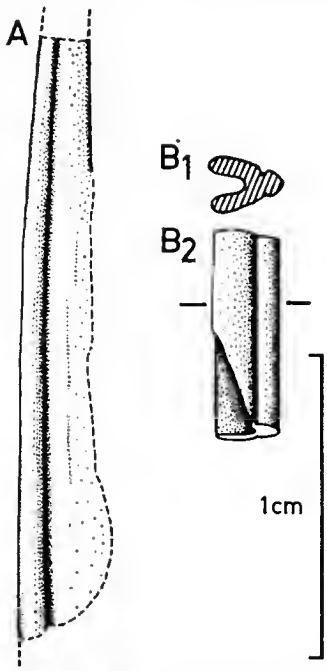


Fig. 3. — Acanthodii gen. et sp. indet., formation de Tiguentourine inférieure, Algérie. Fragments d'épines. A, TIG 001 ; B, TIG 002, B1, section au niveau indiqué sur B2.

Ces deux fragments d'épines ont une surface lisse, creusée seulement de deux profonds sillons antéro-latéraux, et ressemblent beaucoup aux épines d'*Acanthodes*, genre probablement monophylétique et représenté par de nombreuses espèces, principalement dans le Carbonifère supérieur et le Permien inférieur.

2. Élasmobranches

Une grande épine à ornementation costulée et dont le bord postérieur est pourvu de petits denticules recourbés (pl. I, 1) est attribuée à un Élasmobranche indéterminé. De telles épines sont fréquentes du Carbonifère au Trias, mais elles sont, pour la plupart, atypiques. Celle de ce gisement ressemble assez aux épines des nageoires dorsales de *Tristychius* (Moy-Thomas, 1936) ou de *Onychoselache* (Dick & Maisey, 1980) du Carbonifère d'Écosse.

Un petit nodule porte le moule externe d'une pièce endosquelettique dont la surface granuleuse suggère la présence d'une couche de cartilage calcifié prismatique (pl. I, 2). Il pourrait s'agir d'un fragment de cartilage de Meckel ou de palatocarré d'une petit Élasmobranche indéterminé.

3. Actinoptérygiens

Les restes d'Actinoptérygiens sont de loin les plus abondants dans ce matériel. Malheureusement, peu d'entre eux permettent une détermination précise. Nous nous limiterons donc à une brève description des pièces les plus significatives.

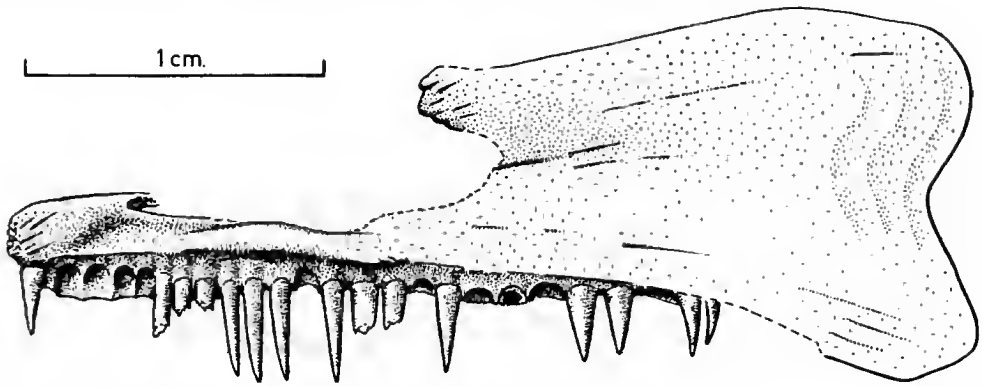


Fig. 4. — Actinopterygii gen. et sp. indet., formation de Tiguentourine, Algérie. Maxillaire droit, vue médiale (TIG 005).

Maxillaire TIG 005 (fig. 4 ; pl. I, 13) : Ce maxillaire, dont surtout la surface interne est conservée, présente une lame postérieure très allongée, et dont le bord postérieur est légèrement concave. Les dents sont nombreuses, fines, verticales, rappelant celles de *Gonatodus punctatus* (Gardiner, 1967) du Carbonifère inférieur d'Écosse.

Maxillaire TIG 006 (pl. I, 7) : De dimensions plus grandes que le précédent, ce maxillaire incomplet présente de grosses dents médiales et de petites dents latérales, irrégulières. C'est là un caractère primitif que l'on connaît chez la plupart des Actinoptérygiens paléozoïques. Sa lame postérieure est longue et plus élevée à l'arrière qu'à l'avant. Par sa forme générale, il rappelle celui de *Birgeria*, du Trias inférieur, mais aussi celui de *Pygopterus* (Aldinger, 1937) du Permien.

Maxillaire TIG 007 (pl. I, 9) : Bien que mal conservé, ce maxillaire présente de petites dents pointues, comme TIG 005, mais un bord ventral plus flexueux. En cela, il rappelle plutôt celui des Acduelliformes comme *Igornichthys* (Heyler, 1970). Un autre maxillaire (TIG 008 ; pl. I, 8) lui ressemble beaucoup par sa forme générale, mais les dents n'y sont pas conservées.

Le reste du matériel comprend un fragment de maxillaire en connexion avec un fragment de dentaire (pl. I, 6), un parasphénoïde incomplet (TIG 009), un cleithrum presque complet (pl. I, 10), un fragment de dentaire (pl. I, 4) et de très nombreux lambeaux de squamation (TIG 015-025 ; pl. I, 12). Ces derniers montrent, dans l'ensemble, des écailles proportionnellement petites (par rapport à l'étendue des lambeaux) et, donc, suggèrent plutôt une squamation de type *Pygopterus* ou *Palaeoniscus*. Sur certains spécimens, la partie postérieure des écailles est ornée de rides grossières, convergeant vers l'angle antéro-dorsal.

Certaines écailles présentent un crochet antéro-dorsal (pl. I, 5) et une ornementation tout à fait identique à celle d'*Acropholis* du Permien (Aldinger, 1937).

Conclusions

Par la présence d'Acanthodiens, cette faune de poissons ne peut être postérieure à l'Autunien. Elle ne peut être antérieure au Moscovien qui est représenté par la formation de El Adeb Larache, sous-jacente et bien datée par une microfaune marine. Les restes d'Élasmobranches et d'Actinoptérygiens ne sont pas incompatibles avec cette « fourchette » chronologique, mais il est impossible, pour le moment, de préciser l'âge stéphanien ou autunien de cette partie de la formation de Tiguentourine inférieure.

Toutefois, ces nouvelles données permettent déjà de caler avec un peu plus de précision les déformations « hercyniennes » dans cette région du Sahara. La flexuration de la couverture paléozoïque à l'aplomb de la faille d'Edjeleh, dans le prolongement septentrional des fractures du Tihemboka et les déformations épiorogéniques mineures, apparaissent donc contemporaines des phases ultimes de l'orogénèse varisque du nord-ouest du Maghreb.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Achab, A., 1970. — Le Permo-Trias saharien. Associations palynologiques et leurs applications en stratigraphie. Thèse 3e cycle, Université d'Alger, 1970.

Aldinger, H., 1937. — Permische Ganoidfische aus Ostgrönland. *Meddr Grønland*, **102** (3) : 1-392.

Bertrand-Sarfati, J., & J. Fabre, 1972. — Les stromatolites des formations post-moscoviennes du Sahara septentrional (Algérie). *Actes 24e Congr. géol. intern.*, **7** : 458-470.

Dick, J. R. F., & J. G. Maisey, 1980. — The Scottish Lower Carboniferous shark *Onychoselache traquairi*. *Palaeontology*, **23** (2) : 363-374.

Fabre, J., 1967. — Le Paléozoïque terminal à faciès rouge au Sahara central et occidental. *C. r. 6e Congr. intern. Strat. Géol. Carbonifère*, Sheffield 1967, **2** : 737-744.

Fabre, J., R. Caby, M. Girod, & A. Moussine-Pouchkine, 1976. — Introduction à la géologie du Sahara algérien et des régions voisines. 1 : La couverture phanérozoïque. SNED, Alger.

Freulon, J. M., 1964. — Étude géologique des séries primaires du Sahara central. *Publs C.R.Z.A.*, sér. Géol., **3** : 1-340.

Gardiner, B., 1967. — Further notes on palaeoniscid fishes, with a classification of the Chondrostei. *Bull. Br. Mus. nat. Hist.*, **14** (5) : 143-206.

Heyler, D., 1972. — Aedueliformes (Actinoptérygiens de l'Autunien du Massif Central français). *Revue scient. Bourbon.*, 1972 : 68-83.

Lapparent, A. F. de, & M. Lelubre, 1948. — Interprétation stratigraphique des séries continentales entre Ohanet et Bouharet (Sahara Central). *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, **227** : 1106-1108.

Lapparent, A. F. de, P. Claracq, & F. Nougarède, 1958. — Nouvelles découvertes de Vertébrés dans les séries continentales au nord d'Edjeleh (Sahara central). *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, **247** : 2399-2402.

Legrand-Blain, M., 1980. — Le Carbonifère marin du bassin d'Illizy (Sahara algérien oriental). Mise au point lithostratigraphique. *C. r. somm. Séanc. Soc. géol. Fr.*, **3** : 81-83.

Lehman J. P., 1957. — Les stégocéphales sahariens. *Annls Paléont.*, **43** : 3-10.

— 1971. — Nouveaux Vertébrés fossiles du Trias de la série de Zarzaïtine. *Annls Paléont.*, **57** (1) : 3-25.

Moy-Thomas, J. A., 1936. — The structure and affinities of the Fossil Elasmobranch fishes from the Lower Carboniferous rocks of Glencartholm, Eskdale. *Proc. zool. Soc. Lond.*, 1936 : 761-788.

PLANCHE I

1. — Elasmobranchii gen. et sp. indet., épine incomplète (TIG 003) × 1,6.
2. — Elasmobranchii gen et sp.. indet., fragment d'un élément de l'endosquelette, recouvert de cartilage calcifié prismatique (? cartilage de Meckel) (TIG 004) × 1,6.
3. — Acanthodii gen. et sp. indet., épine incomplète (TIG 001) × 1,6.
4. — Actinopterygii gen. et sp. indet., dentaire droit incomplet (TIG 011) × 2,3.
5. — Actinopterygii gen. et sp. indet., écaille de type *Acrolepis* (TIG 012) × 10.
6. — Actinopterygii gen. et sp. indet., fragments de dentaire et de maxillaire en connexion (TIG 013) × 1,5.
7. — Actinopterygii gen. et sp. indet., maxillaire incomplet (TIG 006), vue latérale, × 2,3. *h.p.*, pit-line horizontale de la joue ; *s.r.i.o.* surface de recouvrement pour les infra-orbitaires.
8. — Actinopterygii gen. et sp. indet., maxillaire incomplet (TIG 008) × 2,3.
9. — Actinopterygii gen. et sp. indet., maxillaire incomplet (TIG 007) × 2,3.
10. — Actinopterygii gen. et sp. indet., cleithrum gauche (TIG 014) × 2,3.
11. — Actinopterygii gen. et sp. indet., écaille ventrale isolée (TIG 016) × 6.
12. — Actinopterygii gen. et sp. indet., squamation de la région caudale (TIG 015) × 1,2. *d.l.*, lobe dorsale ; *v.l.*, lobe ventral.
13. — Actinopterygii gen. et sp. indet., maxillaire droit (TIG 005), vue médiale × 1,6.

Toutes ces pièces proviennent de la formation de Tiguentourine inférieure et appartiennent à la collection de l'Institut de Paléontologie du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris.

PLANCHE I

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **3**, 1981,
section C, nº 4 : 311-315.

Considérations relatives à la paléoécologie du gisement cénomanien de Laveiras (Portugal)

par Mireille Gayet

Résumé. — La découverte dans le Crétacé de Laveiras (Portugal) de Poissons ostariophysaires, généralement reconnus comme étant d'eau douce, tendrait à prouver la nature dulçaquicole de ce gisement. En fait, l'origine marine de ce dépôt est démontrée ici.

Abstract. — The discovery, in the Cretaceous of Laveiras (Portugal), of Ostariophysans, generally known as freshwater fishes, would tend to prove the dulcacicol nature of this outcrop. In fact, the marine origin of this deposit is demonstrated here.

M. Gayet : *Institut de Paléontologie, LA 12 CNRS, Muséum national d'Histoire naturelle, 8, rue de Buffon, 75005 Paris.*

Le gisement cénomanien moyen de Laveiras, au nord de Lisbonne (Portugal), est constitué de lits calcaires blancs à silex, surmontés par des calcaires à Rudistes. Il s'intègre dans la série transgressive, Crétacé supérieur, dont l'âge cénomanien, pour les premiers dépôts, a été confirmé par P. Y. Berthou (1973).

Étudiée par O. da Veiga Ferreira (1961), l'ichthyofaune de Laveiras apparaissait, sans contestations, comme étant d'origine marine. Or, la révision de cette faune (M. Gayet, 1980 et 1981) a montré, entre autres, que le genre nommé « *Clupavus* » était en réalité un Ostariophysaire (le plus ancien connu). Jusqu'à présent, il est admis que les Ostariophysaires sont apparus et ont évolué en eaux douces (W. A. Gosline, 1944 ; G. S. Myers, 1958 ; P. H. Greenwood, D. E. Rosen, S. H. Weitzman & G. S. Myers, 1966) ; certains auteurs estiment même que les eaux salées ont formé une barrière complète à leur dispersion. En 1981, D. E. Rosen (*in litt.*) estime que « the section in which your specimen (« *Clupavus* ») was found is in freshwater, not marine facies ».

Or, si les plus anciens représentants de ce super-ordre, les Characoides trouvés par H. Cappetta *et al.* (1972, 1978) dans le Paléocène du Maroc et dans l'Éocène inférieur français, proviennent incontestablement d'eau douce, J. Gaudant (1979, 1980) a mis en évidence la présence de Characidae dans l'Oligocène saumâtre du sud de la France. Il estime que certains Characidae devaient posséder une relative euryhalinité, ce qui aurait permis leur pénétration en Europe en traversant la Mésogée occidentale. Si le gisement de Laveiras est effectivement marin, la dispersion des Ostariophysaires vers l'Europe, l'Afrique et l'Amérique du Sud s'explique aisément. Il est donc très important de connaître la paléoécologie de ce milieu.

1. **Observations relatives à la macrofaune**

L'ichthyofaune est relativement variée (O. da Veiga Ferreira, 1961) et comprend des Sélaciens (4 genres), des Pycnodontes (4 genres) et des Téléostéens (3 genres dont « *Clupavus* » reconnu comme le plus ancien Ostariophysaire). Tous sont caractéristiques d'un milieu marin. A côté de ces formes marines, on trouve le genre *Lepisosteus* connu pour son appartenance aux eaux douces et saumâtres. Il faut néanmoins remarquer que ce genre n'est connu ici que par des écailles, des vertèbres, des dents et des fragments de maxillaire, c'est-à-dire qu'il a subi un transport post-mortem. Au contraire, *Pycnodus* et « *Clupavus* », qui représentent à eux deux 90 % de l'ichthyofaune totale, sont conservés sous forme de squelettes en connexion, c'est-à-dire n'ayant visiblement pas subi de transport post-mortem. Ces deux genres représentent par conséquent assez bien au moins une partie de la biocénose initiale.

Par ailleurs, la découverte d'un Gastéropode typiquement marin dans le même niveau que les « *Clupavus* » exclut un milieu dulçaquicole.

2. **Observations relatives à la microfaune**

La microfaune, en quantité très réduite, est peu variée et marine. On y trouve essentiellement des Foraminifères benthiques (*Nezzazata simplex*, Lithuolidae, Miliolidae) caractérisant un milieu marin peu profond (absence de Biloculines) et des Foraminifères planctoniques (*Hedbergella*).

3. **Observations relatives à la microflore**

Il faut signaler l'extrême abondance d'algues marines de la famille des Calcisphaerulidae, dont la taille est — à l'image de toute la microfaune — particulièrement petite. En effet, d'après P. Saint-Marc (1974) les dimensions des Calcisphères sont généralement comprises entre 0,020 mm et 0,140 mm. Or, à Laveiras, les plus grosses ne semblent pas excéder 0,025 mm tandis que la plupart d'entre elles avoisinent 0,015 mm. Au Liban, ces Calcisphères sont connues dans des sédiments crayeux crétacés.

4. **Observations relatives à la nannoflore**

Jusqu'à présent, seul le Cénomanien supérieur marin du Portugal avait livré de la nannoflore. Le gisement de Laveiras est donc le premier site cénomanien moyen où l'on en décèle. Celle-ci est pauvre, comme cela s'observe dans toutes les couches à Poissons, peu variée (*Zygolithes* sp., Podorabdocées, Staurolithes) et particulièrement petite.

5. **Observations relatives à la sédimentologie**

La gangue est un calcaire à grains très fins, compact, argileux. Il n'y a aucune différence macroscopique entre les blocs à « *Clupavus* » et ceux à *Pycnodus*. Aucune sédimentation varvée n'est observable.

L'étude des lames minces a permis de montrer la présence d'une matrice très fine microspathique et d'un ciment dont la structure varie d'une microspathite à une spathite. L'ensemble est dépourvu d'apports détritiques grossiers et traduit un dépôt de faible énergie.

Conclusion

Toutes les observations fournies par les couches à Poissons sont concordantes quel que soit le « niveau » considéré (« *Clupavus* » ou *Pycnodus*) et indiquent un bassin marin peu profond, relativement isolé (probablement par la présence de hauts fonds) mais encore en relation avec la mer ouverte. Ceci est en accord avec les données de P. Y. Berthou (1978) ; l'auteur indique en effet que, dès le Cénomanien inférieur, la mer venue du sud-ouest envahit progressivement la région de Lisbonne. Les conditions étaient favorables à l'établissement de Rudistes sur les hauts fonds protégeant ainsi, vers l'est, un bassin limité, peu profond, aux eaux temporairement peu oxygénées.

Enfin, la comparaison (M. Gayet, 1981) du « *Clupavus* » portugais avec *Clupavus maroccanus* (L. Taverne, 1977) du Jbel Tselfat, dont l'origine marine est certaine, montre des affinités étroites de ces Poissons entre eux (transformation, entre autres, des premiers éléments vertébraux). Par ailleurs, le « *Clupavus* » portugais, bien que laissé dans la famille des Clupavidae, présente des relations étroites avec les Characidae (M. Gayet, 1981). Or, ce sont justement toujours des Characidae, parmi les formes les plus anciennes, que l'on retrouve dans des milieux saumâtres. De ce fait, l'origine marine, dans un milieu qui apparaît légèrement confiné, ne semble en aucun cas anormale.

Il est possible d'expliquer cette concentration relativement importante de Poissons fossiles par la même hypothèse que celle déjà évoquée par C. Patterson (1967) pour les gisements libanais, selon laquelle la mort des Poissons pourrait être attribuée à des « fleurs d'eau » (= «waterbloom »), c'est-à-dire à une prolifération de phytoplancton. Ce phénomène a été minutieusement décrit et analysé par M. Brongersma-Sanders (1957). A Laveiras l'extrême abondance des Calcisphères semble significative. Il est donc permis de se demander si l'on ne tient pas avec les Calcisphères au Portugal (ou avec les Pithonelles au Liban où elles représentent 99 % de la microfaune) la cause principale de la formation de ces gisements fossilifères.

Il est donc certain que le milieu représenté à Laveiras était un milieu marin mais quelque peu confiné par suite des relations limitées avec la mer ouverte. L'arrivée d'eau douce de façon brutale (apportant quelques éléments épars de Poissons) a pu déclencher un phénomène de « waterbloom » provoquant la mort soudaine de l'ichthyofaune dans des conditions extrêmement favorables à leur fossilisation.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Berthou, P. Y., 1973. — Le Cénomanien de l'Estramadure portugaise. *Mém. Servs géol. Port.*, n.s., (23) : 1-164.

— 1978. — La transgression cénomanienne dans le bassin occidental portugais. *Géol. médit.*, **5** (1) : 31-37.

Brongersma-Sanders, M., 1957. — Mass mortality in the sea. *Geol. Soc. Amer. Mem.*, **67** (1) : 941-1010.

Cappetta, H., D. E. Russell, & O. Braillon, 1972. — Sur la découverte de Characidae dans l'Éocène inférieur français (Pisces, Cypriniformes). *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 3e sér., (51), Sci. Terre 9 : 37-51.

Cappetta, H., J. J. Jaeger, M. Sabatier, B. Sigé, J. Sudre, & M. Vianey-Liaud, 1978. — Découverte dans le Paléocène du Maroc des plus anciens Mammifères euthériens d'Afrique. *Géobios*, (11), fasc. 2 : 257-262.

Gaudant, J., 1979. — Sur la présence de dents de Characidae (Poissons téléostéens, Ostariophysi) dans les « calcaires à Bythinies » et les « sables bleutés » du Var. *Géobios*, (12), fasc. 3 : 451-457.

— 1980. — *Eurocharax tourainei* nov. gen., nov. sp. (Poisson téléostéen, Ostariophysi). Nouveau Characidae fossile dans les « calcaires à Bythinies » du Var. *Géobios*, (13), fasc. 5 : 683-703.

Gayet, M., 1980. — Hypothèse sur l'origine des Ostariophysaires. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris, 290*, sér. D : 1197-1199.

— 1981. — Contribution à l'étude anatomique et systématique de l'ichthyofaune cénomanienne du Portugal. IIe partie : les Ostariophysaires *Comunções Servs geol. Port.*, **67** : 237-254.

Gosline, W. A., 1944. — The problem of the derivation of the South American and African freshwater fish faunas. *Anais Acad. bras. Cienc.*, **16** (3) : 211-223.

Greenwood, P. H., D. E. Rosen, S. H. Weitzman, & G. S. Myers, 1966. — Phyletic studies of Teleostean fishes, with a provisional classification of living forms. *Bull. Am. Mus. nat Hist.*, **131** (4) : 340-455.

Myers, G. S., 1958. — Trends in the evolution of teleostean fishes. *Stanford ichthyol. Bull.*, **7** (3) : 27-30.

Patterson, C., 1967. — New Cretaceous berycoid fishes from the Lebanon. *Bull. Br. Mus. nat. Hist.*, Geol., **14** (3) : 1-109.

Saint-Marc, P., 1974. — Étude stratigraphique et micropaléontologique de l'Albien, du Cénomanien et du Turonien du Liban. *Notes Mém. Moyen-Orient*, **13** : 1-288.

Taverne, L., 1977. — Ostéologie de *Clupavus marocanus* (Crétacé supérieur du Maroc) et considération sur la position systématique et les relations des Clupavidae au sein de l'ordre des Clupéiformes *sensu stricto* (Pisces, Teleostei). *Géobios*, (10), fasc. 5 : 697-722.

Veiga Ferreira, O. da, 1961. — Fauna ictyologica do Cretácico de Portugal. *Comunções Servs. geol. Port.*, **45** : 249-278.

PLANCHE I

1. — *Ammodiscus* (× 14 env.).
2. — Rotaliidae (× 14 env.).
3. — *Hedbergella* (× 14 env.).
4. — *Spiroplectammina* + Calcisphères (× 14 env.).
5. — Miliolidae (× 14 env.).
6. — Gastéropode (× 1,5 env.).
7. — Podorabdacae (× 9 500 env.).
8. — *Zygolithes sp.* (× 9 500 env.).
9. — Coccolithes indéterminés (× 3 200 env.).
10. — « *Clupavus* » (× 2,5 env.).
11. — *Pycnodus* (× 2,5). env.

(Clichés : S. Laroche (Microscope électronique) et D. Serrette.)

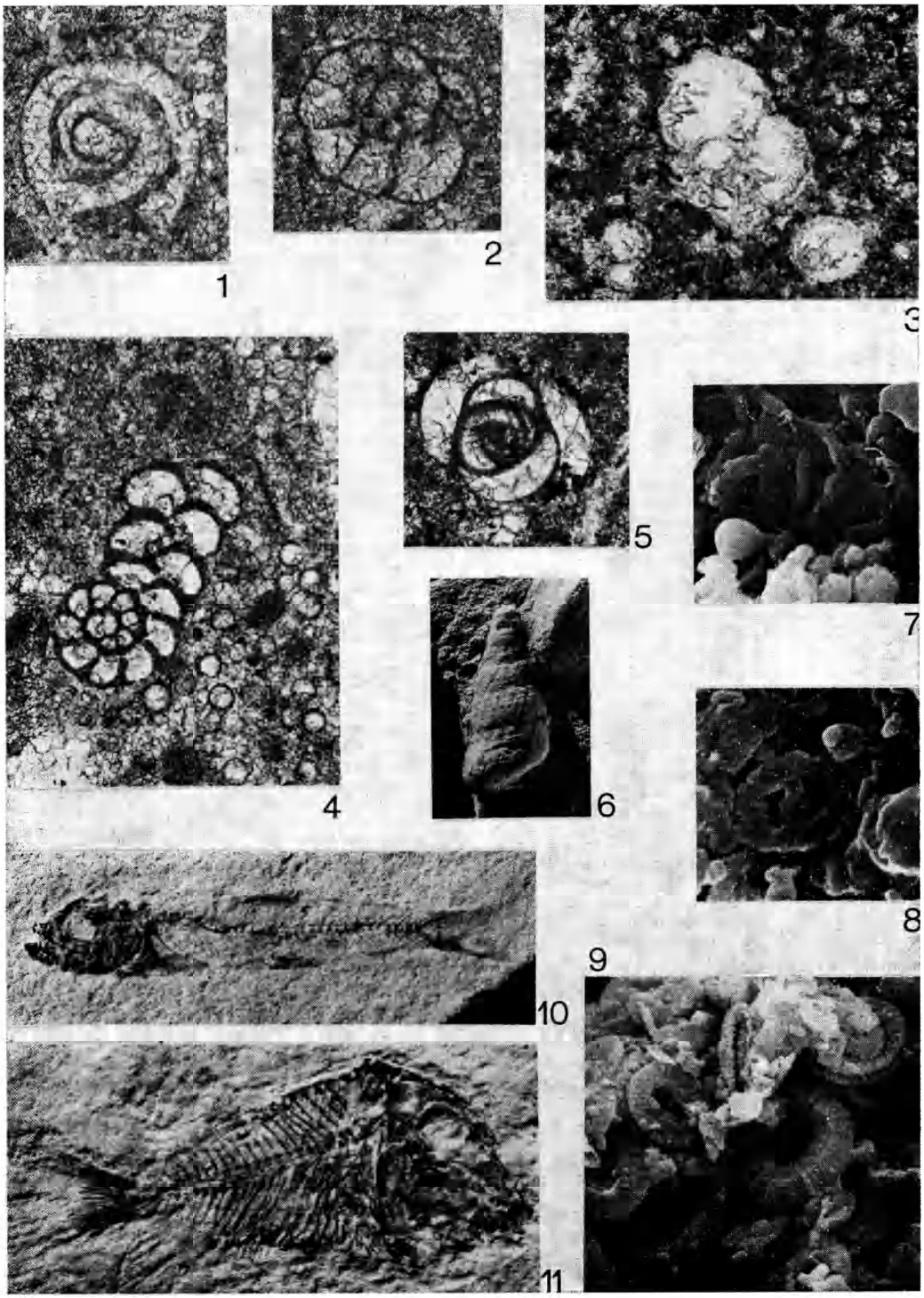


PLANCHE I

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **3**, 1981,
section C, nº 4 : 317-340.

Grippia longirostris Wiman, 1929, un Ichthyopterygia primitif du Trias inférieur du Spitsberg

par Jean-Michel Mazin

Résumé. — L'étude de *Grippia longirostris* Wiman, 1929, est ici reprise et complétée à partir d'un nouveau matériel provenant du Spathien du Spitsberg. Il s'agit d'une forme réunissant des caractères primitifs comme les métapodes allongés et un foramen pinéal s'ouvrant sur les pariétaux. La fosse temporale de cette espèce se rapproche du type euryapside. La queue droite des Ichthyopterygia primitifs est admise comme précurseur de la queue hypocercque des formes jurassico-crétacées. Enfin, *Grippia* est considéré comme le groupe-frère de tous les autres Ichthyopterygia, ce qui amène à reconnaître l'hétérodontie comme un caractère plésiomorphe pour le groupe.

Abstract. — *Grippia longirostris* Wiman, 1929, is reexamined on the basis of new material from the Spathian of Spitsbergen. This species retains primitive features, such as elongated metapods and pineal foramen between parietals, and its temporal fossa is very close to the euryapside type. The straight tail of primitive ichthyopterygians is regarded as a precursor of hypocercal tail of post-Triassic ichthyosaurs. The phylogenetic position of *Grippia* is discussed and it is considered as the sister group of all the other Ichthyopterygia. Consequently, heterodonty has to be regarded as plesiomorphous for the group.

J. M. Mazin : *Laboratoire de Paléontologie des Vertébrés et de Paléontologie humaine, Université PARIS VI, 4, place Jussieu, 75230 Paris Cedex 05.*

Introduction

L'espèce *Grippia longirostris* fut créée par Wiman en 1929 sur une portion de crâne et trois os des membres conservés dans un nodule (pl. I A). Cette pièce lui fut rapportée du Spitsberg en 1927 par une expédition allemande qui n'a pu en préciser l'exacte position stratigraphique : « Isolé au pied d'une paroi du Trias terminal marin, baie d'Agardh, à l'Est du glacier Ivory, Gripp 1927 » (Wiman, 1929). Le type de sédiment de la gangue permit toutefois à C. Wiman et E. Stensiö de localiser l'horizon entre le « niveau à Poissons » et le « niveau inférieur à Reptiles » définis par Wiman (1910) [c'est-à-dire entre le Smithien et l'Anisien inférieur (Buchan & *al.*, 1965 ; Cox, 1973)].

Se fondant sur la description de cette espèce, Wiman créa le nouvel ordre des Grippidia, qu'il réunit avec les Areoscelida et les Squamata dans le super-ordre des Parapsida. Ce spécimen constitue le type de l'espèce et est conservé à l'Institut Minéralogique et Géologique d'État de Hambourg (RFA).

Un second matériel, plus important, fut confié à Wiman à l'issue de deux expéditions norvégiennes au Spitsberg (1929-1930). Il consiste en quinze nodules provenant de Agardh Range et du mont Milne Edwards, Sassendalen, Spitsberg (fig. 1). Cette fois-ci, le niveau

stratigraphique put être caractérisé et nommé « niveau à *Grippia* » [c'est-à-dire Spathien (Buchan & *al.*, 1965 ; Cox, 1973)]. Ce matériel, bien qu'incomplet, permit à Wiman (1933) de faire une bonne description de l'espèce, mais la position phylogénique reste floue pour cet auteur.

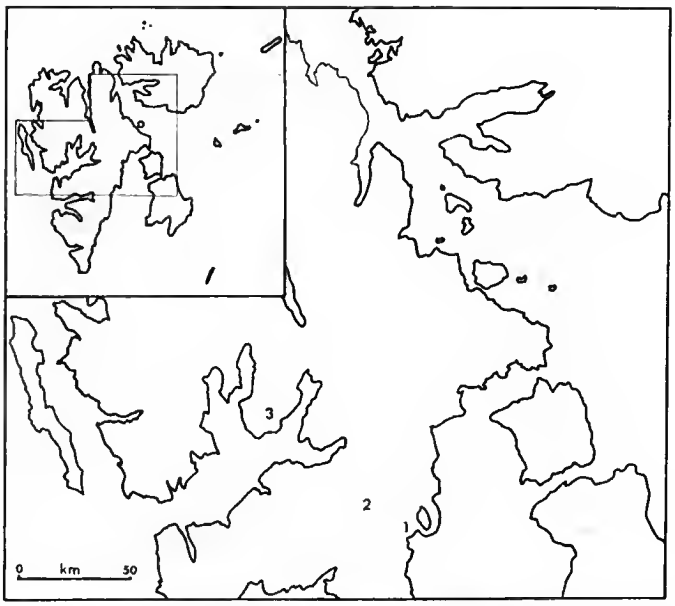


Fig. 1. — Localisation des gisements à *Grippia longirostris*. 1, Agardh Range Sassendalen ; 2, mont Milne Edwards, Sassendalen ; 3, mont Ibsen, Dickson Land.

En 1930, alors que seule la description du type avait été donnée, F. von Huene suggéra sans argumentation solide une synonymie entre les genres *Grippia* Wiman, 1929, et *Mixosaurus* Baur, 1887 (von Huene, 1930 : 264). Cette proposition fut reprise en 1972 (p. 680-681) par McGowan qui, en se basant sur la ressemblance entre les dents de *Grippia longirostris* et celles de *Mixosaurus nordenskioeldi* (Hulke, 1873), reconnaît l'existence de deux Ichthyopterygia « latipinnates » triasiques au Spitsberg : *Mixosaurus longirostris* (Wiman, 1929), et *Mixosaurus nordenskiödii* (Hulke, 1873).

L'expédition CNRS-Muséum de 1969 au Spitsberg a récolté trois nouveaux spécimens attribuables à *Grippia longirostris*. Ceux-ci sont dans un état de conservation comparable à ceux qui ont été étudiés par Wiman et ils permettent un réexamen de l'espèce. Ces spécimens sont répertoriés sous les numéros SVT 201, SVT 202 et SVT 203 et sont conservés à l'Institut de Paléontologie du Muséum national d'Histoire naturelle à Paris.

Localisation géographique et stratigraphique

Grippia longirostris n'est connu qu'au Spitsberg, île principale de l'archipel du Svalbard (74°-81° de latitude Nord, 10°-35° de longitude Est). Les spécimens étudiés par Wiman

proviennent de la baie d'Agardh et du mont Milne Edwards dans la Sassendalen. Les spécimens trouvés en 1969 proviennent du mont Milne Edwards (Sassendalen) et du mont Ibsen (Dickson-Land) (fig. 1).

					Séquence	Wiman
JURASS.	Lias	Toarcien			Conglomérats	
			Groupe de Kaap Toscana	Formation de De Geerdalen	Schistes et Grès continentaux	
TRIAS	Supérieur	Rhetien				
		Norien				
		Carnien		Formation de Tschermak	Schistes argileux contenant de petits nodules ferreux	Niveau supérieur à Reptiles
	Moyen	Ladinien	?			
		Anisien	Groupe de la Sassendalen	Formation de Botnehia	Schistes carton Schistes bitumineux à Daonella	Niveau inférieur à Reptiles
	Inférieur	Spathien		Formation de Sticky Keep	Schistes et Schistes argileux à Posidomya Nodules calcaires	Niveau à Grippia
		Smithien				Niveau à Poissons
		Dienerien		Formation de Vardebukta	Grès, schistes et schistes argileux à Myalina et Pseudomonotis	
		Griesbachien				

Fig. 2. — Stratigraphie du Spitsberg d'après Wiman (1910, 1929), Buchan & al. (1965) et Cox & Smith (1973).

Liste des abréviations

ang, angulaire ; d, dentaire ; FT, fosse temporale ; f, frontal ; fim, fossette d'insertion du *m. adductor mandibulae internus pseudotemporalis* ; H, humérus ; j, jugal ; l, lacrymal ; m, maxillaire ; N, narine externe ; n, nasal ; Orb, orbite ; p, pariétal ; pi, foramen pinéal ; pm, prémaxillaire ; po, postorbitaire ; prf, préfrontal ; pr.prf, processus préfrontal ; pr.ret.art, processus rétroarticulaire ; pt, ptérygoïde ; ptf, postfrontal ; q, carré ; qj, quadratojugal ; sa, surangulaire ; sp, splénial ; sq, squamosal ; troch., trochanter ; v.cerv., vertèbre cervicale.

DESCRIPTION ET SYSTÉMATIQUE

Classe des ICHTHYOPTERYGIA

GRIPPIA Wiman, 1929

Grippia longirostris Wiman, 1929

Synonymie

1929 — *Grippia longirostris* Wiman, 1929 : 186, fig. 2.
1930 — *Mixosaurus longirostris* (Wiman, 1929) ; von Huene, 1930 : 264.
1933 — *Grippia longirostris* Wiman, 1929 : Wiman, 1933.
1972 — *Mixosaurus longirostris* (Wiman, 1929) ; McGowan, 1972 : 4-5.
1976 — *Mixosaurus longirostris* (Wiman, 1929) ; McGowan, 1976 : 680-681.

Holotype : Exemplaire « Gripp » constitué d'un crâne incomplet avec mandibules et trois os podiaux, conservé à l'Institut Minéralogique et Géologique d'État de Hambourg (RFA).

Autre matériel : 15 nodules (nos 2 à 16) contenant des spécimens incomplets, conservés à l'université d'Upsala (Suède). Trois spécimens incomplets (SVT 201, SVT 202, SVT 203) conservés à l'Institut de Paléontologie du Muséum national d'Histoire naturelle à Paris (France).

Strate-type : Spathien (Scythien supérieur, Trias inférieur).

Gisement-type : Baie d'Agardh, Sassendalen, Spitsberg.

Autres gisements : Mont Milne Edwards, Sassendalen, Spitsberg. Mont Ibsen, Dickson Land, Spitsberg.

Diagnose émendée

Museau court (rapport Longueur museau/Longueur mandibule de 0,50 à 0,60), foramen pinéal s'ouvrant entre les pariétaux, fossettes d'insertion sur le toit crânien pour le *m. adductor mandibulae internus pseudotemporalis*.

Grippia longirostris étant certainement proche du morphotype ancestral, ces caractères représentent probablement l'état plésiomorphe pour les Ichthyopterygia.

D'autres caractères, comme les métapodes allongés, les grands frontaux, grands maxillaires, l'implantation dentaire, l'organisation de la fosse temporale..., sont retrouvés chez d'autres Ichthyopterygia primitifs du Trias.

Crâne

L'écrasement général des spécimens ainsi que le mauvais état de conservation rendent difficile, voire impossible dans certains cas, une étude os par os du crâne de *Grippia longirostris*. La description est donc donnée au niveau de régions et de structures crâniennes.

En vue dorsale, le crâne de *Grippia longirostris* présente deux larges fosses temporales

supérieures (fig. 3, 4 et 5). Elles sont bordées par : le pariétal, médialement ; le postfrontal, latéralement et antéro-latéralement ; le postorbitaire, latéro-antérieurement ; le squamosal, postérieurement et postéro-latéralement ; le quadratojugal, par un petit contact latéral entre le postfrontal et le squamosal.

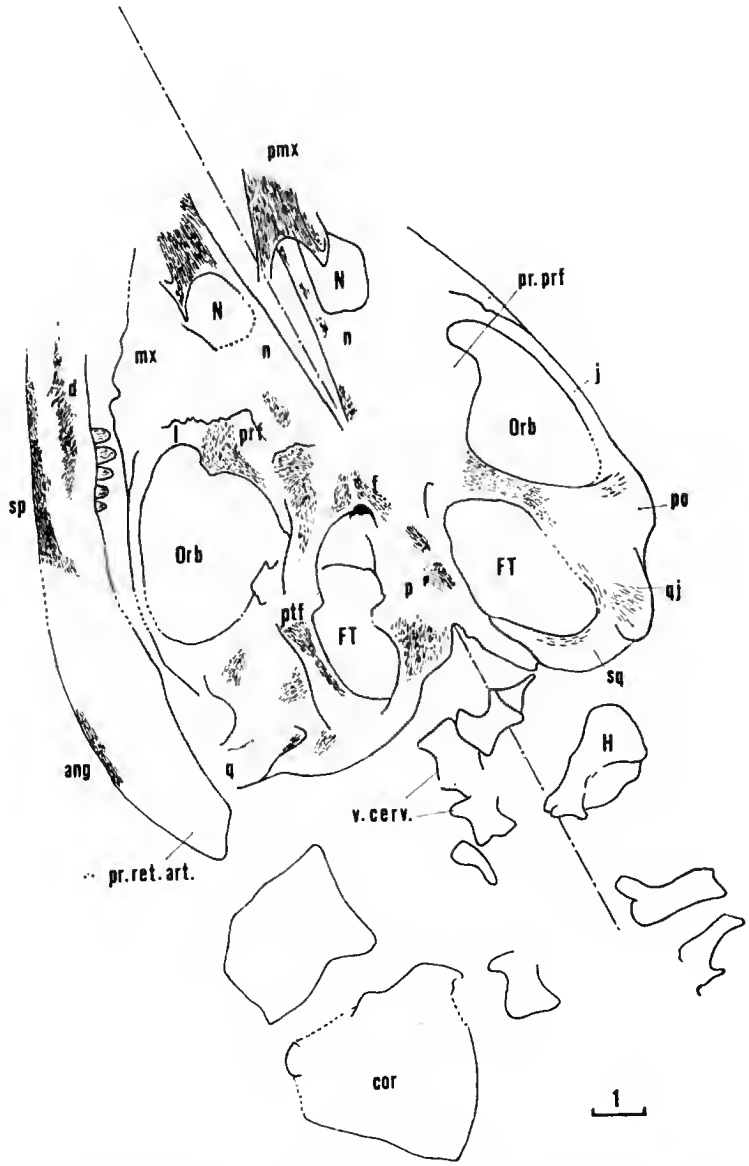


Fig. 3. — *Grippia longirostris* Wiman, Spathien, mont Milne Edwards, Sassendalen, Spitsberg. Crâne (SVT 201), vue dorsale.

Par la présence d'un quadratojugal et d'un postorbitaire, cette fosse temporale s'écarte du type d'organisation rencontré chez les Ichthyopterygia jurassico-crétacés. La fosse temporale de *Grippia longirostris* est certainement d'un type primitif pour les Ichthyopterygia (cf. discussion plus bas).

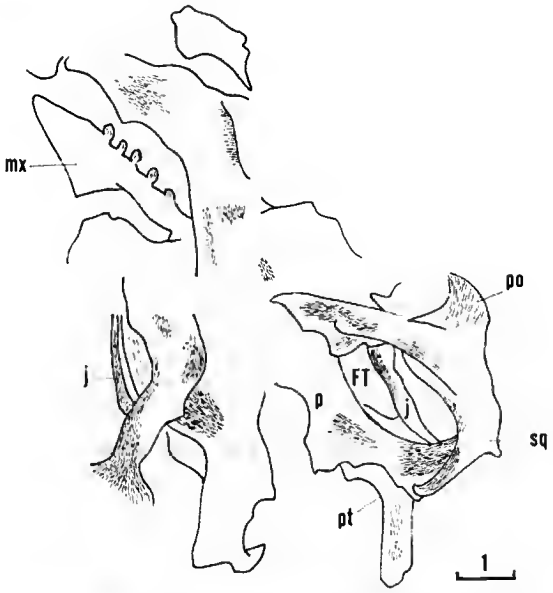


Fig. 4. — *Grippia longirostris* Wiman, mont Milne Edwards, Sassendalen, Spitsberg. Portion postérieure du crâne (SVT 202), vue dorsale.

Les orbites sont grandes, allongées, ovales (fig. 3 et 5A). Elles sont bordées par le lacrymal, le préfrontal, le postfrontal, le postorbitaire et le jugal. La limite entre le postfrontal et le postorbitaire reste inconnue.

Le bord antéro-dorsal de l'orbite porte un assez important processus externe du préfrontal, à la limite préfrontal-lacrymal (fig. 3 et 5). Ce processus fut simplement dessiné par Wiman (1933, fig. 1, pl. I) sur le lacrymal, sans toutefois donner de précision dans le texte, ni le faire intervenir dans sa reconstruction du crâne (1933, fig. 4, pl. I). Le crâne de *Grippia longirostris* reconstitué par Romer (1968, fig. 86B, p. 162) présente également un petit processus à cheval sur la suture lacrymal-préfontal. Il s'agit en fait d'un réel processus nettement observable sur les orbites droite et gauche du spécimen SVT 201 (fig. 3). Le rôle d'une telle structure, également rencontrée chez un autre Ichthyopterygia, *Phalarodon fraasi* Merriam, 1910, est peu évident. Notons que quelques formes aquatiques comme les Crocodylia du genre *Metriorhynchus* Meyer, 1930, les Mosasauridae, ou même le Placodontia *Placodus* Agassiz, 1833, présentent également un processus préfrontal plus ou moins développé.

Les narines externes sont assez grandes, en position dorso-médiale, et reculées près des orbites. Elles sont bordées par les prémaxillaires antérieurement, les nasaux postéro-

médialement, et par les maxillaires postérieurement. Les maxillaires émettent un processus dorsal excluant les lacrymaux de la formation des narines. Une telle lame dorsale des maxillaires, absente chez les Ichthyopterygia jurassico-crétacés, est rencontrée chez les espèces du genre *Mixosaurus* et quelques formes triasiques.

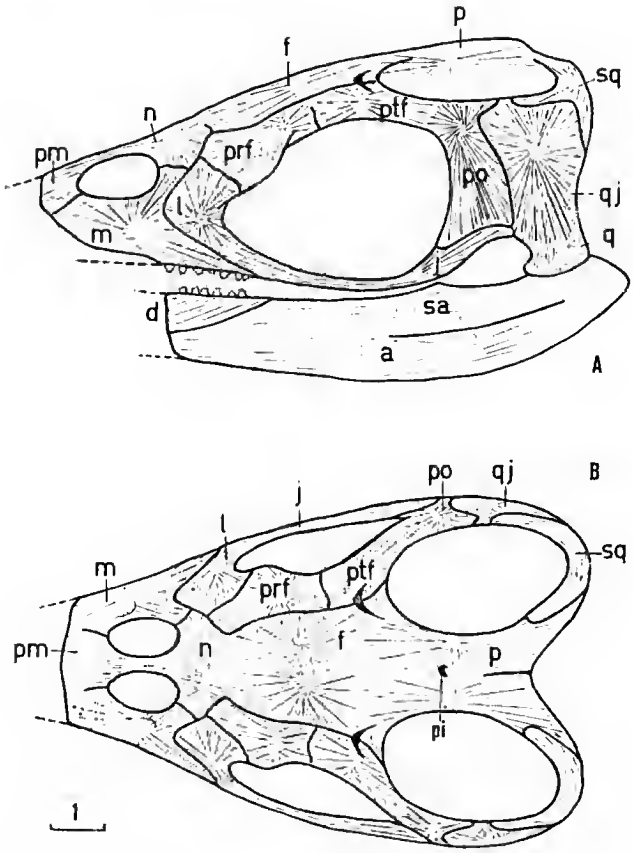


Fig. 5. — *Grippia longirostris* Wiman, Spathien, Spitsberg. Reconstitution du crâne à partir des spécimens SVT 201 et SVT 202. A, vue latérale ; B, vue dorsale.

Appleby (1979) retient ce caractère comme typique des Mixosauridae au sein de la sous-classe des « Ichthyosauria » (*sensu* Appleby, 1979 : 944). Cet auteur considère ce caractère comme dérivé car : « Des tétrapodes primitifs (*Hylonomus*, *Diadectes*, *Seymouria*, *Captorhinus*) possèdent un lacrymal qui prend part à l'orbite et à l'ouverture nasale, et cette condition primitive est retenue chez *Ichthyosaurus* du Jurassique inférieur et ses descendants ». Toutefois, il faut remarquer que cette « condition mixosaurienne » est également retrouvée chez d'autres formes primitives comme *Procolophon*, *Nyctiphruretus*, ou *Lanthanosaurus*. Au sein des Ichthyopterygia, ce caractère n'est d'ailleurs pas rencontré

uniquement chez *Mixosaurus*, mais aussi chez *Grippia* (cf. plus haut) et chez *Cymbospondylus petrinus* Leidy, 1868, du Trias moyen du Nevada.

La partie antérieure du museau de *Grippia longirostris* reste inconnue. Malgré tout, la reconstitution proposée par Romer (1968*a*, fig. 86B, p. 162), et celle de ce travail (fig. 6) s'accordent à attribuer à *Grippia* un museau relativement court représentant au moins la moitié de la longueur totale du crâne. L'indice de longueur du museau utilisé par McGowan (1974 : 4-7) donnerait chez *Grippia* une valeur comprise entre 0,50 et 0,60. Cette brièveté du museau est en partie due au faible allongement des prémaxillaires.

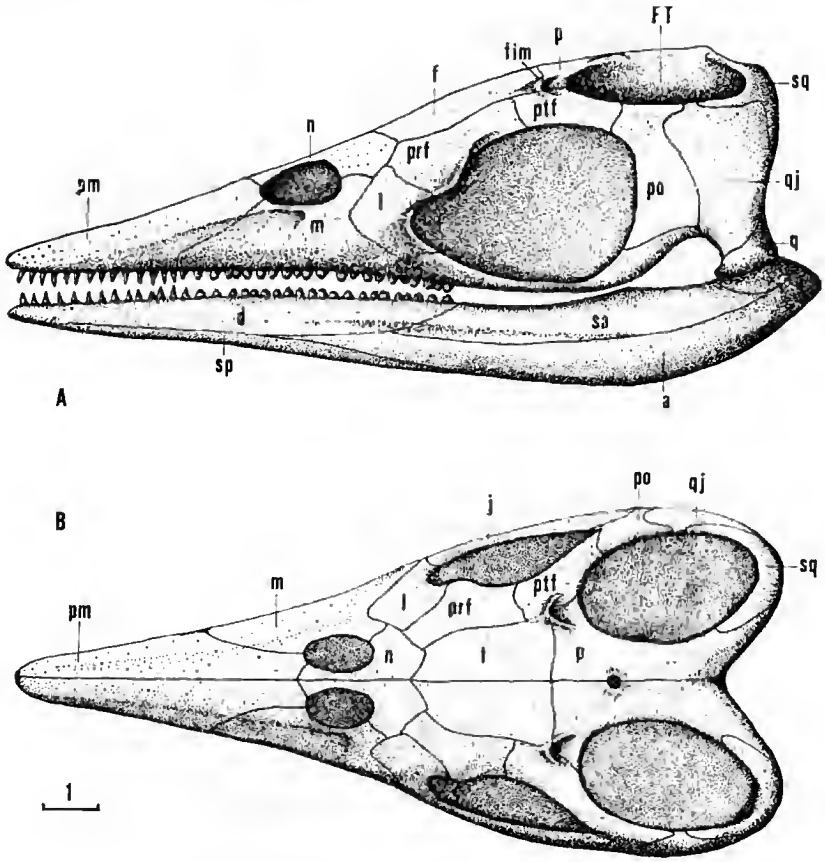


Fig. 6. — *Grippia longirostris* Wiman, Spathien, Spitsberg. Reconstitution générale du crâne. A, vue latérale gauche ; B, vue dorsale.

Pariétaux et frontaux sont relativement importants par rapport à ceux qui sont rencontrés chez les autres Ichthyopterygia. Antérieurement, à la limite pariétaux-frontaux, les pariétaux portent une petite fossette, assez large et profonde, inclinée vers l'avant (fig. 3 et 5B). Ces cupules symétriques sont antérieurement bordées par un bourrelet se

prolongeant par une crête longitudinale. Postérieurement, le bord en est fuyant et se jette dans la fosse temporale. WIMAN a déjà mentionné l'existence de fossettes symétriques à la limite fronto-pariétale (1933 : 8) et propose deux interprétations fonctionnelles. La première, qu'il écarte prudemment, envisage la réception de glandes et semble peu crédible car aucune structure similaire n'est connue chez d'autres formes, et on ne voit pas quelles seraient les glandes en question. La seconde explication, plus vraisemblable, serait l'insertion d'un muscle adducteur de la mandibule. Au vu des travaux de MCGOWAN (1973) qui propose une reconstitution détaillée de la musculature mandibulaire des Ichthyopterygia, j'adopterai cette seconde hypothèse. Ces fossettes devaient recevoir tout ou partie de l'insertion du muscle *adductor mandibulae internus pseudotemporalis* qui s'insère sur cette région du pariétal d'une part, et sur l'apophyse coronoïde de la mandibule de l'autre. Ce puissant muscle trouverait dans cette fossette une insertion accrue.

Les frontaux, de grande taille, ont une position centrale et ne participent à aucune ouverture crânienne. Le foramen pinéal, situé à la limite fronto-pariétale chez tous les autres Ichthyopterygia, est ici situé entre les pariétaux, situation qui peut être considérée comme primitive. Le préfrontal et le postfrontal ont une situation similaire de celle que l'on connaît chez l'ensemble des Ichthyopterygia.

La joue, entièrement fermée, est limitée supérieurement par la fosse temporale, et inférieurement par une échancrure. Le postorbitaire occupe à lui seul plus du tiers de sa surface. Le quadratojugal forme une plaque postéro-latérale, recouvrant largement le carré, déjà fort et subvertical.

Il y a très peu d'informations sur le palais de *Grippia longirostris*. Le nodule n° 5 de WIMAN (1933, fig. 4, p. 11, et fig. 6, pl. I) porte une portion de palais très déformée. Les maxillaires envoient une lame médiale qui participe peut-être à l'élaboration des choanes, ces dernières s'ouvrant légèrement en arrière des narines externes. Il n'y a pas de dents palatines.

Comme pour le museau, la région antérieure de la mandibule de *Grippia longirostris* est inconnue. Cette mandibule est plus haute et moins étirée que chez les autres Ichthyopterygia. Le dentaire est très important, s'étendant jusqu'au niveau antérieur de l'orbite. Le surangulaire est haut et développe un important processus coronoïde. Le coronoïde n'est pas décelable. Le splénial, fin et proportionnellement plus long que chez les autres Ichthyopterygia, s'étend très loin en avant, sans doute jusque dans la région symphysaire. L'angulaire, très développé, forme le bord inférieur de la mandibule dans sa région postérieure, et s'étend postérieurement en un processus rétro-articulaire. Ce processus assurait l'insertion du muscle *depressor mandibulae*. L'articulaire est bien développé et semble assurer seul l'articulation avec le carré (chez les autres Ichthyopterygia le surangulaire participe à cette articulation).

Deux types de dents, selon leur position, sont rencontrés chez *Grippia longirostris* (fig. 7 et WIMAN, 1933, fig. 1, pl. I). Les dents antérieures sont élevées, pointues et droites. Les dents postérieures de la mandibule et celles qui sont portées par le maxillaire sont basses, à couronnes arrondies, un collet étant visible sur certaines d'entre elles. Sur le maxillaire, les dents s'ordonnent en deux rangées parallèles, alors que leurs antagonistes mandibulaires s'alignent en une seule rangée. Il n'y a pas de dents palatines au sens strict. Toutes ces dents portent une fine striation verticale de l'apex à la base de la couronne.

Un polissage pratiqué sur le maxillaire SVT 201 met en évidence la plicature de la

racine (fig. 7B). Celle-ci est très simple, formée de méandres, sans digitations ou invaginations secondaires. Comme le fait remarquer Schultze (1970 : 5), ceci ne correspond pas à une véritable structure labyrinthodonte, et la racine de type Ichthyopterygia ne ressemble à aucun autre type de plicature, qu'il soit « reptilien », « amphibien », ou « rhipidistien ». La forme et la simplicité de la plicature chez *Grippia* sont tout à fait comparables à celles que l'on rencontre chez *Mixosaurus*.

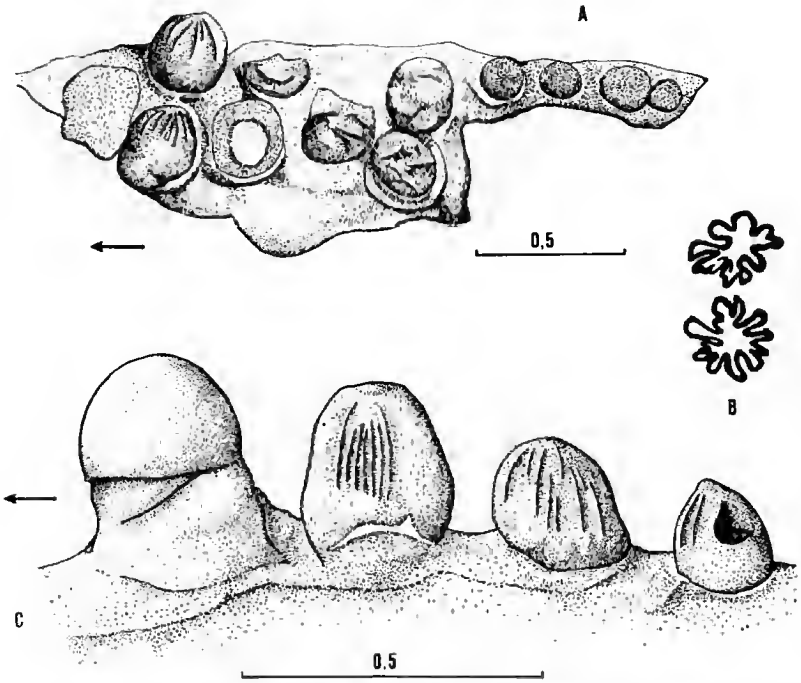


Fig. 7. — *Grippia longirostris* Wiman, Spathien, mont Milne Edwards, Sassendalen, Spitsberg. Dents : A, maxillaire droit (SVT 201), vue ventrale ; B, maxillaire droit (SVT 201), polissage de la base des dents ; C, mandibule gauche (SVT 201), vue labiale de la région postérieure.

La racine est largement ouverte à sa base, délimitant ainsi une importante cavité pulpaire. Il n'y a pas d'alvéolisation de l'os ni même de sillon longitudinal comme chez les formes jurassico-crétacées. La racine est au contraire étroitement soudée à l'os, sur toute sa hauteur. Ce type d'implantation dentaire n'est rencontré, chez les autres Ichthyopterygia, que chez *Phalarodon fraasi* Merriam, 1910, *Utatsusaurus hatuii* Shikama, Kamei, Murata, 1978, et une nouvelle espèce provenant du Trias inférieur du Spitsberg (Mazin, 1981).

Squelette post-crânien

De la ceinture scapulaire de *Grippia longirostris* ne sont connus que la scapula et le coracoïde (Wiman, 1933, fig. 11, pl. I et fig. 1, pl. II). Ces deux éléments sont plats et

élargis en spatule, la facette glénoïde étant portée au bout d'un court processus. Le coracoïde et surtout la scapula se rapprochent du type *Mixosaurus*. Les autres éléments de la ceinture scapulaire restent inconnus.

Le pubis est très plat et présente une forte facette acétabulaire légèrement convexe (fig. 8A). Le spécimen figuré par Wiman (1933, fig. 7 et 8, pl. II) porte un passage du musele obturateur constitué par un foramen, alors que sur le spécimen SVT 203 il est représenté par une échancrure. Une telle différence peut s'expliquer soit par la variabilité individuelle, ce qui a déjà été constaté chez d'autres espèces d'Ichthyopterygia, soit par une ossification incomplète du spécimen SVT 203. Étant donné la différence de taille entre ces deux spécimens, la seconde solution peut être envisagée. SVT 203 pourrait être une forme juvénile chez qui la fermeture du foramen obturateur n'est pas achevée.

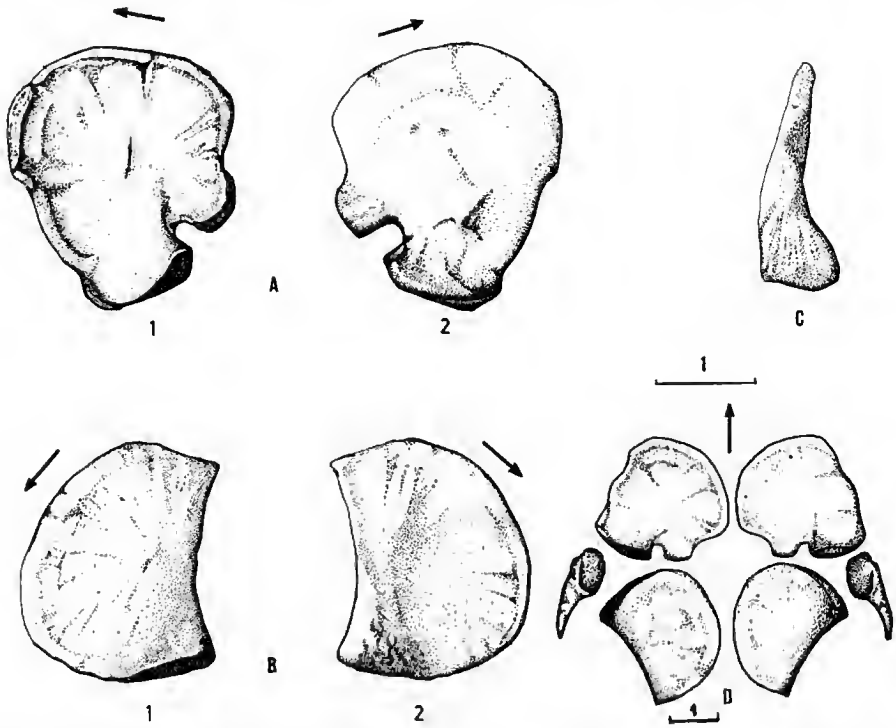


Fig. 8. — *Grippia longirostris* Wiman, Spathien, mont Ibsen, Dickson Land, Spitsberg. Ceinture pelvienne (SVT 203) : A, pubis gauche, 1, vue ventrale, 2, vue dorsale ; B, ischion gauche, 1, vue ventrale, 2, vue dorsale ; C, ilion ; D, reconstitution de la ceinture pelvienne.

L'ischion, très plat, en croissant, est très voisin de celui des Ichthyopterygia triasiques en général (fig. 8B). La facette acétabulaire est élargie et légèrement convexe.

L'ilion, d'identification et d'interprétation plus délicates, est un os plutôt fin à large facette acétabulaire (fig. 8C). Comme chez tous les Ichthyopterygia, il est réduit, mais pourrait toutefois conserver un contact avec le squelette axial.

La réduction de la ceinture pelvienne, caractéristique des formes post-triasiques, n'est pas décelable chez *Grippia*. Une reconstruction de cette ceinture est proposée figure 8D.

Comme chez les Mixosaures, l'humérus est caractérisé par une importante expansion antérieure (Wiman, 1933, fig. 1, 3 et 4, pl. II). L'épiphyse proximale est large et oblique vers l'arrière. Le radius est peu différencié (Wiman, 1933, fig. 2, pl. II). L'épiphyse proximale est plate et élargie ; l'épiphyse distale, également élargie, porte une facette d'articulation oblique pour le radial. L'ulna, elle-même allongée, présente une épiphyse distale très élargie et convexe assurant les contacts avec l'intermédiaire, l'ulnaire et le pisiforme. Du carpe ne sont connus que cinq éléments qui sont certainement l'intermédiaire, l'ulnaire et le pisiforme pour la rangée proximale, et les carpiens distaux 4 et 5 pour la rangée distale. Les métacarpiens sont inconnus mais il est très probable qu'ils sont similaires des métatarsiens, à savoir allongés et non différenciés (cf. plus loin). Les phalanges, dont quelques exemplaires sont connus, sont allongées, fortement échancrées, et peu spécialisées. La phalange décrite par Wiman (1929 : 188) a une forme « en sabot » très particulière, et est comparée par cet auteur à une phalange terminale d'Hadrosaurien. Retrouvées, en moins caractéristique, dans le matériel de 1933, ces phalanges peuvent, jusqu'à plus ample précision, être considérées comme des phalanges terminales.

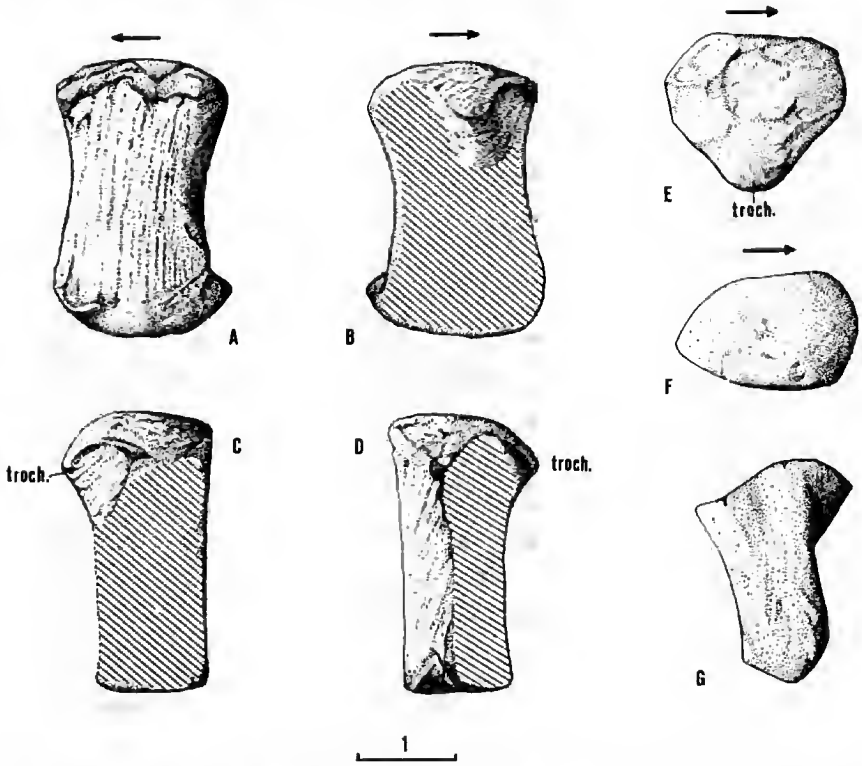


Fig. 9. — *Grippia longirostris* Wiman, Spathien, mont Ibsen, Dickson Land, Spitsberg. A-F, fémur gauche (SVT 203) : A, vue latérale ; B, vue médiale ; C, vue antérieure ; D, vue postérieure ; E, vue proximale ; F, vue distale ; G, tibia ou fibula (SVT 203).

Une reconstitution du membre antérieur de *Grippia longirostris* est proposée figure 11A.

Le membre postérieur apparaît très comparable, en taille et en structure, au membre antérieur. Le fémur est massif et allongé (fig. 9A-F). L'épiphyse proximale est importante et légèrement convexe, sa surface d'articulation avec la ceinture pelvienne étant subtriangulaire. Cette forme est due à la présence d'un fort trochanter sur la face médiale du fémur où s'inséraient les muscles du groupe fémoral, notamment le muscle *ilio femoralis*. L'épiphyse distale, modérément élargie et convexe, s'étend postérieurement en un petit processus, augmentant d'autant la surface articulaire avec la fibula.

Le tibia, incomplètement connu, est allongé et rappelle le radius dans son contour général. La fibula, bien que moins trapue, ressemble fortement à l'ulna, son épiphyse distale devant assurer les contacts avec l'intermédiaire, le fibulaire et le pisiforme.

Cinq métatarsiens, dont un incomplet, ont pu être moulés sur le spécimen SVT 203 (fig. 10A). Très différents des métapodes habituellement rencontrés chez les Ichthyopterygia (à l'exception d'*Utatsusaurus*), ils sont allongés. Leur forme générale est subcylindrique et courbée, la concavité étant postérieure. Ce type de métapodes est très probablement primitif pour les Ichthyopterygia.

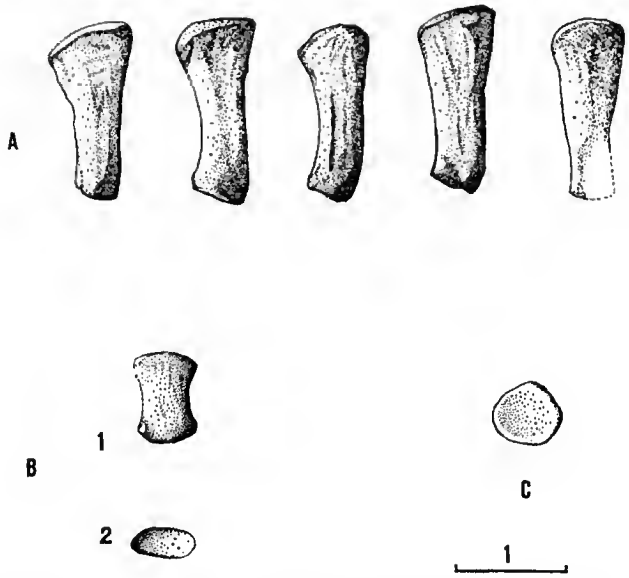


Fig. 10. — *Grippia longirostris* Wiman, Spathien, mont Ibsen, Dickson Land, Spitsberg. A, métatarsiens (SVT 203), gauches, vue médiale ; B, phalange (SVT 203), 1, vue latérale, 2, vue proximale ; C, tarsien (SVT 203).

Une seule phalange des membres postérieurs est connue (fig. 10B). Elle est très semblable à celles des membres antérieurs, peu spécialisée, plate, avec une constriction médiane bilatérale. Le nombre de phalanges chez *Grippia longirostris* est inconnu, tant au membre antérieur qu'au membre postérieur. Toutefois, il y avait déjà polyphalangie, mais sans doute n'était-elle pas aussi importante que chez les formes ultérieures, plus spécialisées

à cet égard. Chez *Utatsusaurus hataii* on peut compter de cinq à huit phalanges dans le doigt le plus long du membre antérieur. Chez *Mixosaurus cornalianus* (Bassani, 1886) on en compte huit à dix. Le nodule n° 13 de Wiman (1933) (pl. IB) contient les restes disloqués d'un membre postérieur de *Grippia longirostris* permettant d'évaluer le nombre de phalanges dans le doigt le plus long : de cinq à huit.

Une reconstitution du membre postérieur de *Grippia longirostris* est proposée figure 11B.

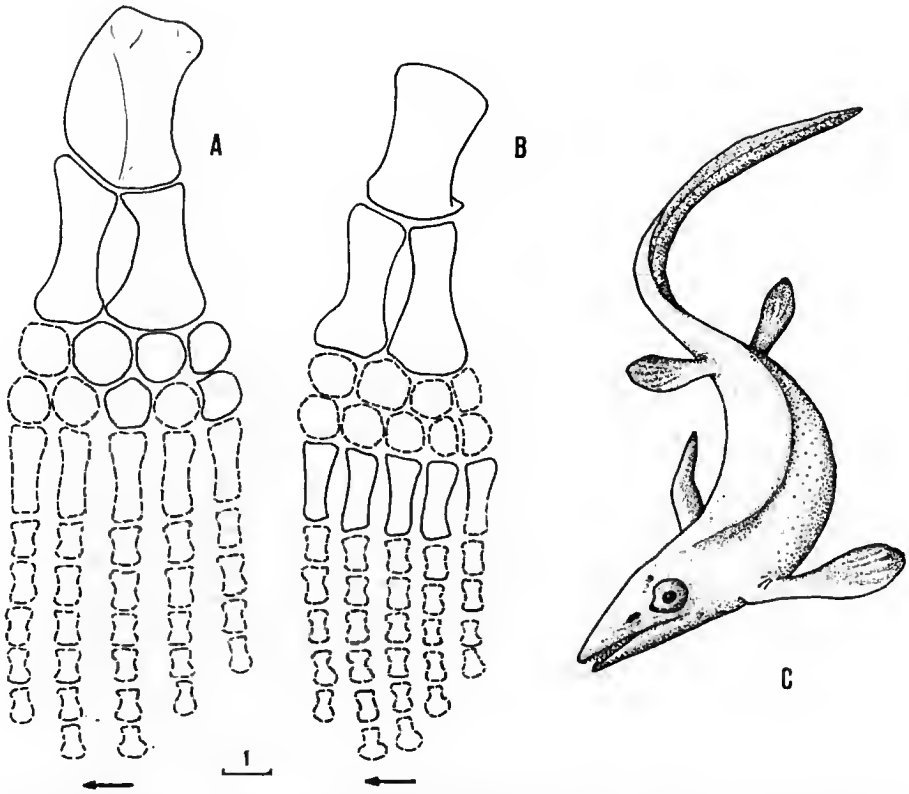


Fig. 11. — *Grippia longirostris* Wiman, Spathien, Spitsberg. Reconstitution des membres. A, membre antérieur gauche, vue latérale ; B, membre postérieur gauche, vue latérale ; C, reconstitution de *Grippia longirostris*.

Aucun spécimen complet de *Grippia longirostris* n'est connu, aussi la colonne vertébrale ne peut être décrite dans sa totalité. Malgré tout, sur l'ensemble du matériel disponible, il est possible de reconnaître des vertèbres de chaque région.

Les vertèbres cervicales sont mal connues. Sur le spécimen SVT 201, on peut voir, dans de très mauvaises conditions, une série de vertèbres cervicales (fig. 3). Du matériel de 1933 sont connues trois vertèbres que Wiman interprète comme les 3e, 4e et 5e vertèbres cervicales (1933, fig. 8, tabl. I). Ces vertèbres sont aussi longues que hautes, alors

que chez les Ichthyosauria les plus dérivés elles sont caractérisées par leur fort raccourcissement. L'atlas et l'axis restent inconnus.

De la série pré-sacrale, seules deux vertèbres postérieures et un fragment de vertèbre plus antérieure ont pu être moulés sur le spécimen SVT 203 (fig. 12, A, B). De profil latéral subquadrangulaire, les vertèbres postérieures sont larges transversalement. Le canal neural est large et bordé par deux crêtes longitudinales convergeant antérieurement. Le fragment de vertèbre antérieure a un contour hexagonal irrégulier en vue antérieure. L'arc neural qui l'accompagne est tout à fait ichthyoptérygien mais assez haut.

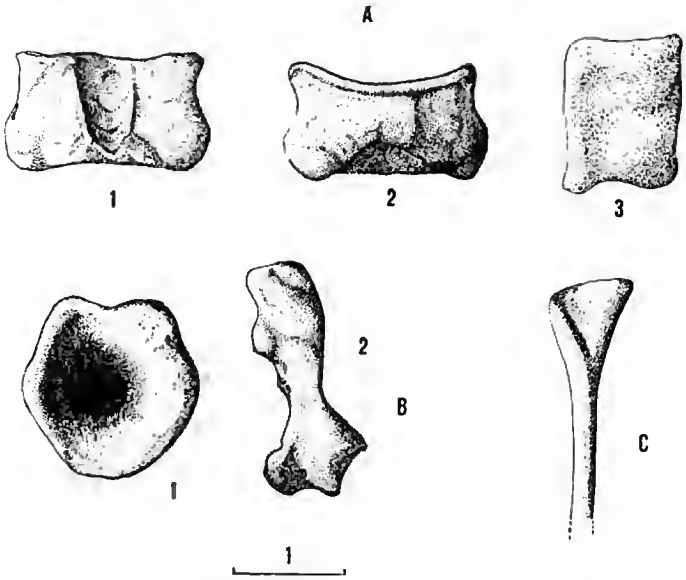


Fig. 12. — *Grippia longirostris* Wiman, Spathien, mont Ibsen, Dickson Land, Spitsberg. A, vertèbre de la région postérieure du thorax (SVT 203), 1, vue dorsale, 2, vue ventrale, 3, vue latérale ; B, vertèbre thoracique (SVT 203), 1, vue antérieure, 2, arc neural correspondant en vue latérale droite ; C, extrémité proximale de côte (SVT 203).

Également aussi hautes que longues, les vertèbres sacrées pourraient conserver un contact avec la ceinture pelvienne par l'intermédiaire de courtes côtes sacrales bicéphales (Wiman, 1933, fig. 6, pl. II).

La forme des vertèbres caudales varie selon leur position dans la queue. Les premières étant très similaires des vertèbres sacrées, elles subissent une compression latérale et une diminution de taille progressives jusqu'à l'extrémité de la queue. Les arcs neuraux sont hauts et les arcs hémaux, en chevron, sont importants. La queue de *Grippia*, inconnue dans son ensemble, devait être assez longue. Approximativement en son milieu, les neurépines, normalement inclinées vers l'arrière, s'élèvent, se verticalisent, puis s'orientent antérieurement. Il n'est pas possible de préciser si ce changement d'orientation des neurépines s'accompagne d'une courbure de la queue vers le bas.

Les côtes de *Grippia longirostris* sont également mal connues. Les côtes sacrales sont courtes et bicéphales (Wiman, 1933, fig. 6, pl. II). Un fragment de côte, également bicé-

phale, peut être attribué à la région postérieure de l'abdomen (fig. 12C). L'ensemble des côtes thoraciques est trop mal conservé pour que l'on puisse en donner une description. Des gastralia sont également présentes.

	Indices	*Grippia longirostris*	"Mixosaures"	"Latipinnates" du Lias	"Longipinnates" du Lias
1	L.museau / L.mandibule	ev. 0,50 à 0,60	0,68 à 0,69 (c)	* 0,57 à 0,70	* 0,59 à 0,69
2	L.segment prémaxillaire / L.mandibule	ev. 0,20	0,44 à 0,45 (c)	* 0,33 à 0,48	* 0,36 à 0,52
3	L.segment prénarinal / L.mandibule	ev. 0,30	0,55 (c)	* 0,40 à 0,56	* 0,49 à 0,61
4	diamètre orbite / L.crâne postnarinal	0,49	** 0,28 à 0,735	** 0,365 à 0,636	
5	diamètre orbite / L.mandibule	0,26	0,24 à 0,25 (c)	* 0,20 à 0,28	* 0,18 à 0,26
6	diam. int. sclérotique / diamètre orbite	n.ev.	?	* >0,35	* 0,35
7	L.narine externe / diamètre orbite	0,39	0,20 à 0,21 (c)	* 0,35 à 0,44	* 0,31 à 0,66
8	L. membre antérieur / L. membre postérieur	ev. 1 à 1,2	?	1,20 à 2,00	* 1,40 à 2,50
9	l. membre antérieur / L. membre antérieur	ev. 0,28 à 0,33	0,32 à 0,33 (c)	0,29 à 0,36	* 0,29 à 0,43
10	l. membre postérieur / L. membre postérieur	ev. 0,26 à 0,31	0,21 à 0,22 (c)		* 0,38 à 0,48
11	L. Fémur / L. Humérus	n.ev.	** 0,531 à 0,643	** 0,60 à 0,889	
12	l. distale Humérus / L. Humérus	0,58 à 0,69	** 0,562 à 0,928	** 0,416 à 1,134	
13	l. distale Fémur / L. Fémur	0,66	** 0,625 à 0,833	** 0,498 à 0,784	
14	Nombre de dents maxillaires	>20	>13	* 10 à 18	>14
15	Nombre de doigts primaires dans le membre antérieur	5	5	* 4 à plus de 5	* 3
16	Nombre total de doigts du membre antérieur	5	5 à 6	* 5	* 4 à 5
17	Nombre d'éléments dans le doigt le plus long	6 à 10	10 à 14 (c)	* 10 à 25	* >14

Fig. 13. — Biométrie de *Grippia longirostris* comparée aux données disponibles chez les Ichthyopterygia. * Mc Gowan (1972, 1974*a*, 1974*b*). ** Appleby (1979). L, longueur ; l, largeur ; ev., mesure évaluée ; n.ev., mesure non évaluable ; (c), données concernant *Mixosaurus cornalianus* (Bassani, 1886).

DISCUSSION

Fosse temporale et structure de la joue

Comme tous les Ichthyopterygia, *Grippia longirostris* présente une fosse temporale en position supérieure et une joue non fenestrée. Toutefois, l'organisation de ces deux structures présente quelques particularités chez cette espèce.

Trois os participent à l'élaboration de la fosse temporale chez les Ichthyopterygia : le pariétal, le postfrontal et le squamosal (ou le supratemporal, selon les auteurs). Ici, le postorbitaire et le quadratojugal s'ajoutent à ces os, donnant, à la fosse temporale de *Grippia* une configuration particulière. Notons dès à présent que l'identification précise de l'os bordant postérieurement la fosse temporale des Ichthyopterygia ne m'apparaît pas résolue. Romer (1968) et McGowan (1973) considèrent cet os comme un squamosal en montrant que le supratemporal est perdu chez les Ichthyopterygia. Les anciens auteurs, au contraire, dans leurs descriptions et figurations, font état de la présence d'un supratemporal. Le problème est loin d'être simple et il semble risqué de généraliser à tous les Ichthyopterygia l'une ou l'autre de ces conclusions, les deux configurations paraissant exister dans ce groupe entièrement fossile, chez qui l'embryologie ne peut, bien évidemment, être d'aucune aide.

Étant donné que la joue de *Grippia longirostris* ne présente qu'un grand quadratojugal, je considérerai provisoirement l'os bordant postérieurement la fosse temporale de cette espèce comme un squamosal.

Dans cet état de fait, le squamosal bordant postérieurement la fosse temporale et le postorbitaire y participant latéralement, il n'y a pas d'obstacle à assimiler l'organisation de la fosse temporale de *Grippia longirostris* au type euryapside. On ne peut toutefois préciser si la fosse temporale de *Grippia longirostris* représente l'état plésiomorphe pour les Ichthyopterygia ou bien s'il s'agit d'un caractère dérivé. Si cette fosse temporale est primitive, plus rien ne s'oppose à suivre Romer (1968), Ginsburg (1968) et McGowan (1973) et à considérer les Ichthyopterygia comme des Euryapsida. Dans ce cas, l'absence de supratemporal est également primitive et l'os surnuméraire de la joue de certains Ichthyopterygia est un caractère dérivé. Si, au contraire, la fosse temporale de *Grippia longirostris* est déjà dérivée par rapport à l'organisation primitive pour les Ichthyopterygia, la fosse temporale primitive serait celle comprenant un supratemporal en position postérieure, et un squamosal ne participant pas à son élaboration, ce qui éloigne cette configuration du type euryapside.

Précisons, d'autre part, que cet os bordant postérieurement la fosse temporale des Ichthyopterygia est remarquablement stable dans sa morphologie et sa situation. Même s'il est acquis qu'un os (ici le squamosal) qui se substituerait à un autre os (ici le supratemporal), tant dans sa situation que sur le plan fonctionnel, aboutirait à une analogie structurale, la remarquable stabilité morphologique de cet os, et ses relations constantes avec les os avoisinants ne permettent pas d'envisager qu'il puisse s'agir d'un supratemporal chez certaines formes et d'un squamosal chez d'autres. Si cet os est un supratemporal, il faut envisager la perte du squamosal chez certaines espèces, et s'il s'agit d'un squamosal il faut admettre l'apparition d'un os dermique surnuméraire chez d'autres.

Structure de la queue et locomotion

La structure de la queue de *Grippia longirostris* soulève deux problèmes. L'un est d'ordre anatomique, et l'autre qui lui est conséquent, d'ordre mécanique. Ces deux problèmes sont bien évidemment guidés par des considérations d'ordre phylogénique.

Deux types de queue sont rencontrés chez les Ichthyopterygia. Le premier, qui a posé les problèmes que l'on sait lors de sa découverte, est celui des Ichthyopterygia les plus dérivés, à savoir une queue hypocercque dont le lobe inférieur est soutenu par le squelette axial, le lobe supérieur étant charnu. Tous les Ichthyopterygia post-triasiques présentent une forte inflexion de la colonne vertébrale à la base de la nageoire caudale. Les centra caudaux diminuent rapidement de taille et se compressent latéralement. Les neurépines, moyennement hautes dans la région post-sacrale, s'abaissent et se couchent subhorizontalement dans la région antérieure de la queue, pour acquérir progressivement une forme en rotule (ball-and-socket), puis disparaître au niveau de la nageoire caudale (fig. 14A1). Les arcs hémaux, en forme de chevron, disparaissent rapidement au niveau de la queue.

Le second type de queue est rencontré chez les formes triasiques, notamment les Mixosaures chez qui il a pu être observé. La queue est longue. Les neurépines, hautes et orientées vers l'arrière, s'élèvent, se verticalisent, puis s'orientent vers l'avant dans la région médiane de la queue (fig. 14A 2). Les centra caudaux se compressent fortement et les arcs hémaux, en chevron, conservent une taille importante, du moins dans la région antérieure de la queue. La présence d'une inflexion de la queue est discutée. Romer (1968*a* : 273-274), suivant les anciens auteurs (Merriam, 1908 ; Wiman, 1910), admet l'existence d'une telle courbure et considère cette morphologie comme préfigurant celle que l'on rencontre chez les Ichthyosauria jurassiques et crétacés. Appleby (1979 : 936), sur le genre *Mixosaurus*, montre que cette inflexion était inexistante et qu'elle ne peut être considérée comme le précurseur de la courbure des Ichthyosauria jurassico-crétacés : « ... pas plus que la queue tombante possédée par la majorité des Reptiles, et n'était pas le précurseur de la courbure ichthyosaurienne ». Il est un fait que cette inflexion ne peut être observée avec certitude sur aucune forme triasique, et les quelques spécimens sub-complets du genre *Mixosaurus*, dont Appleby figure le tracé schématique de la colonne vertébrale (1979, fig. 15, p. 936), ne montrent pas plus la présence d'une hypocercie.

Les Mixosaures, ainsi que la plupart des formes triasiques connues, devaient présenter une queue longue et souple, sans hypocercie, avec une élévation et un changement d'orientation des neurépines dans la région médiane. Cette dernière structure, absente chez les formes post-triasiques, est observable chez les genres *Grippia*, *Mixosaurus*, *Utatsusaurus*, *Cymbospondylus* et, moins nettement, chez *Delphinosaurus* (sans toutefois présenter de nette augmentation de taille pour les deux derniers genres).

Une autre structure anatomique, liée à cette élévation des neurépines, a été suggérée par Merriam (1908) et Wiman (1910) pour *Mixosaurus*. Il s'agit d'un lobe charnu dorsal situé dans la région de la queue où les neurépines changent d'orientation et où la queue marquerait un point d'inflexion (fig. 14C). Aucune observation directe de cette structure n'a pu être effectuée et, même si la présence d'un lobe charnu est envisageable, elle reste hypothétique.

Des deux problèmes soulevés plus haut il reste celui d'ordre mécanique. Les travaux

abordant la locomotion des Ichthyopterygia ne traitent que des formes post-triasiques, à queue hypocerque, et s'accordent à donner à cette queue un rôle propulseur. Dans ce cas, les membres sont tenus écartés du corps et utilisés comme stabilisateurs. Les changements de direction sont obtenus par variation de l'angle d'attaque des membres antérieurs liée à une asymétrisation dans l'utilisation de la queue (battements appuyés préférentiellement d'un côté de l'axe de propulsion) (fig. 14B2).

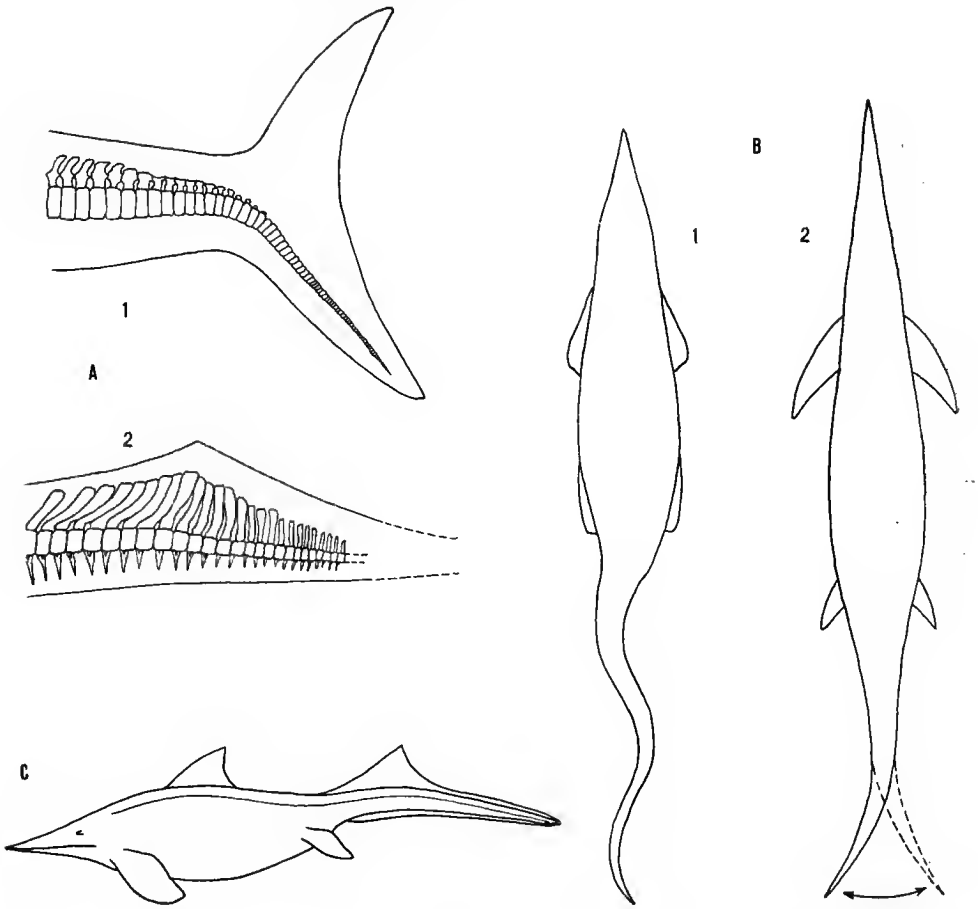


Fig. 14. — Structure de la queue et locomotion chez les Ichthyopterygia. A, région caudale en vue latérale gauche, 1, queue hypocerque, 2, queue droite de type Mixosaure ; B, mode de propulsion, 1, ondulation rencontrée chez les formes à queue droite, 2, battements rencontrés chez les formes à queue hypocerque ; C, représentation de *Mixosaurus nordenskioeldi* donnée par Wiman (1910, fig. 3, p. 131).

Chez les formes triasiques la longueur et la flexibilité latérale de la queue ne permettaient pas de battements et la propulsion était assurée par des mouvements ondulatoires comparables à ceux que l'on observe aujourd'hui chez des formes comme l'iguane marin

(*Amblyrhynchus*), les crocodiles, ou même les loutres (*Lutra*, *Enhydra*) (fig. 14B1). Les membres sont tenus plaqués contre le corps et ne sont pas utilisés dans la stabilisation normale de l'animal, les changements de direction étant obtenus par battements coordonnés des quatre membres.

En fait, le problème sous-jacent à la structure et au fonctionnement de la queue des Ichthyopterygia est d'ordre phylogénique : le passage du type rectiligne triasique au type hypocerque jurassico-crétacé est-il possible ? En d'autres termes, le type structural rencontré chez les formes triasiques comme *Grippia*, *Mixosaurus*, *Utatsusaurus*... peut-il être précurseur du type classique post-triasique ? Un argument peut être avancé en cette faveur. Les crocodiliens Metriorhynchidés possèdent une courbure caudale, assez postérieure, comparable à celle des Ichthyosauria jurassiso-crétacés. Mais ici les neurépines ne sont pas réduites et présentent une inversion d'orientation comparable à celle des Ichthyopterygia triasiques. On sait, depuis la découverte d'un spécimen de *Geosaurus gracilis* (Meyer, 1831) et de l'empreinte de sa peau, que ces animaux étaient pourvus d'une nageoire caudale hypocerque à lobe inférieur soutenu par le squelette axial et à lobe supérieur charnu. Les deux morphologies sont ici réunies démontrant qu'il n'y a pas incompatibilité entre une inflexion de la queue et des neurépines restant élevées. Le passage à une queue de type hypocerque paraît donc tout à fait envisageable. La queue droite, sans inflexion, rencontrée chez les formes triasiques peut être considérée comme l'état primitif d'où dérive la queue hypocerque des formes post-triasiques.

Position phylogénique

Grippia longirostris présente un ensemble de caractères qui sont considérés par Wiman (1933) comme convergents avec ceux des Ichthyopterygia. C'est la raison pour laquelle cet auteur créa le nouvel ordre des Grippidia qu'il « considère comme une branche particulière dans l'arbre généalogique des Reptiles ». Toutefois, les traits communs du squelette post-crânien de *Grippia* et de *Mixosaurus* permettent à Wiman de suggérer que « ces deux genres pourraient avoir un point de départ commun ». En d'autres termes, Wiman n'exclut pas que *Grippia* puisse représenter le groupe-frère des Mixosaures.

L'appartenance de *Grippia longirostris* aux Ichthyopterygia n'est toutefois plus contestée par von Huene (1930) et McGowan (1972 et 1976) qui font tomber le genre *Grippia* en synonymie avec le genre *Mixosaurus*. L'argumentation repose sur l'hétérodontie présentée par ces deux genres. En fait, *Grippia* et *Mixosaurus* diffèrent nettement au niveau d'autres caractères comme le mode d'implantation dentaire, la structure de la fosse temporale, la morphologie des métapodes, la position du foramen pinéal... L'hétérodontie peut donc être considérée comme une synapomorphie, une symplésiomorphie ou une convergence entre ces deux genres.

Quant à sa position phylogénique, il apparaît que *Grippia longirostris* est très proche du morphotype ancestral ichthyoptérygien et peut donc provisoirement être considéré comme le groupe-frère de l'ensemble des autres Ichthyopterygia. L'ensemble des caractères de *Grippia longirostris* s'accorde bien avec cette position et des remarques s'imposent :

— Le foramen pinéal de *Grippia*, s'ouvrant sur les pariétaux est typiquement primitif, et n'est retrouvé chez aucun autre ichthyoptérygien connu.

— L'organisation particulière de la fosse temporale de *Grippia* est également primitive pour les Ichthyopterygia. Pour passer de la fosse temporale de type *Grippia* à celle que l'on connaît chez les autres Ichthyopterygia [1], il suffit de supposer une extension postérieure du post-frontal et antérieure de la lame latérale du squamosal (fig. 15).

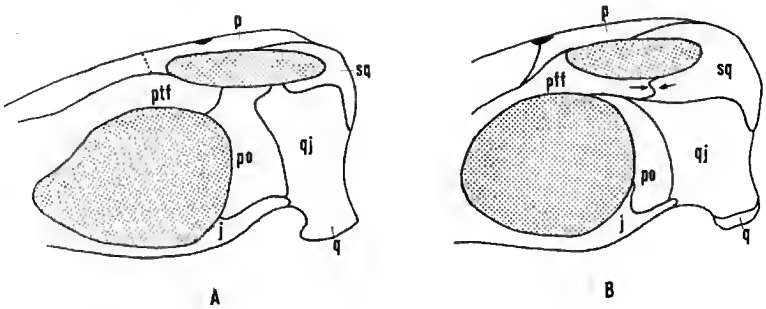


Fig. 15. — Passage de la fosse temporale de « type Grippia » (A) à celle du « type Ichthyopterygia plus évolué » (B).

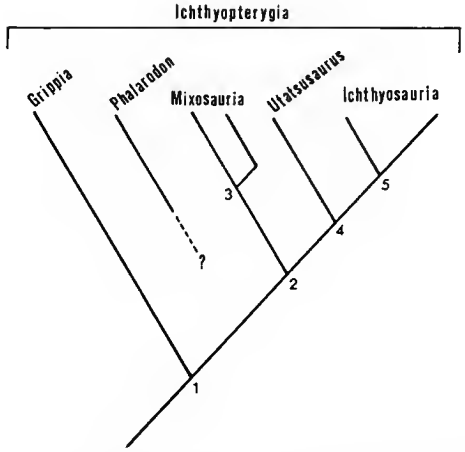


Fig. 16. — Cladogramme simplifié des Ichthyopterygia. 1, métapodes allongés, foramen pinéal pariétal, queue droite, hétérodontie ; 2, foramen pinéal fronto-pariétal ; 3, réduction des métapodes ; 4, isodontie ; 5, métapodes « en jeton », queue hypocerque.

— L'hétérodontie, dans cette acceptation de la position phylogénique de *Grippia*, devient primitive pour les Ichthyopterygia, et apparaît donc comme une symplésiomorphie commune à *Grippia*, aux Mixosaures, et à *Phalarodon* Merriam, 1910. Une hétérodontie primitive chez les Ichthyopterygia peut paraître surprenante, mais notons que chez les Mammifères marins, une isodontie secondaire dérive d'une hétérodontie primitive. Une

1. Une telle organisation de « type *Grippia* » est également rencontrée chez un nouvel Ichthyopterygia du Spathien du Spitsberg (Mazin, 1981).

synapomorphie entre *Grippia*, les Mixosaures, et *Phalarodon* ne semble, quant à elle, pas possible, dans la mesure où ces différents taxons ne peuvent former un groupe monophylétique (il faudrait pour cela admettre que l'ensemble des caractères dérivés rencontrés chez les Mixosaures soient apparus plusieurs fois). Il reste la possibilité que l'hétérodontie soit un caractère dérivé, apparu au moins trois fois, par convergence, au sein des Ichthyopterygia. *Grippia longirostris* étant, pour l'instant, l'espèce la plus primitive que l'on connaisse, il n'est pas possible de tester cette hypothèse. En somme, le foramen pinéal pariétal fait de *Grippia longirostris* le taxon ichthyoptérygien le plus proche du morphotype ancestral, et la solution la plus économique consiste à considérer l'hétérodontie comme un caractère primitif de ce groupe.

Conclusion

Grippia longirostris est un petit ichthyoptérygien côtier ne dépassant pas un mètre de long. Sa morphologie générale le rapproche des Mixosaures dont il devait avoir les mœurs et le régime relativement durophage. Toutefois, à la différence des Mixosaures, *Grippia* n'avait pas une extension géographique importante puisqu'on ne le trouve qu'au Spitsberg, alors que les Mixosaures ont une extension mondiale, de la Téthys au golfe germanique, en passant par toutes les côtes de l'hémisphère Nord. De même, son extension stratigraphique est limitée au Spathien (sommet du Trias inférieur) alors que les Mixosaures sont connus dans tout le Trias moyen. Enfin, la morphologie des membres de *Grippia* n'exclut pas d'éventuels retours à terre.

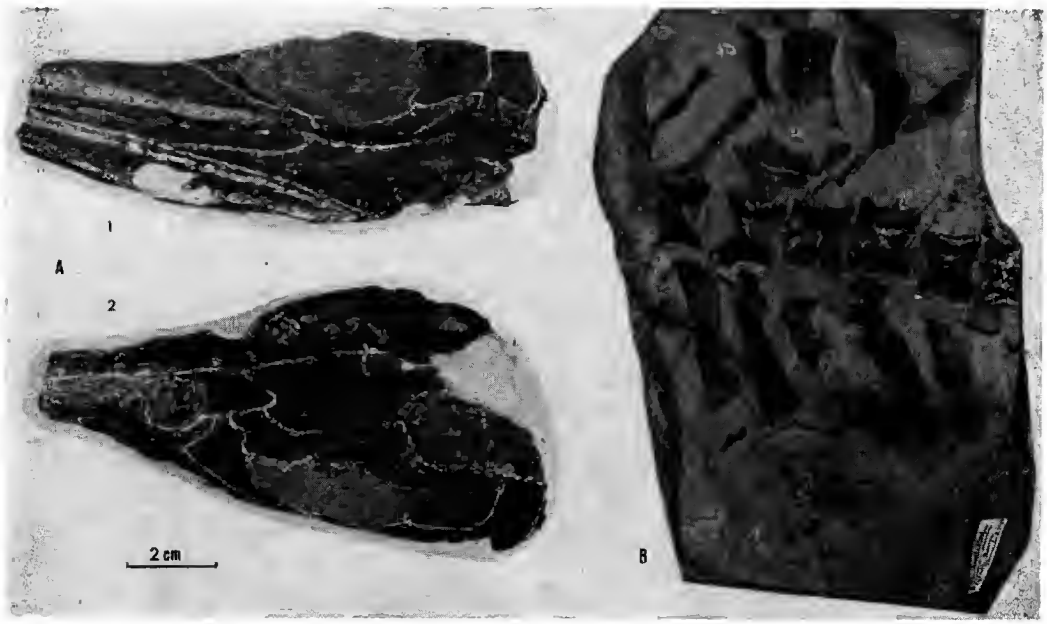


Planche I. — *Grippia longirostris* Wiman, Spathien, Spitsberg. A, moulage du type, 1, vue latérale gauche, 2, vue dorsale ; B, nodule n° 13 (Wiman, 1933) portant un membre disloqué.

Remerciements

L'auteur remercie L. Ginsburg (Muséum national d'Histoire naturelle à Paris) et Ph. Janvier (Université PARIS VI) pour leurs critiques et l'intérêt qu'ils ont porté à ce travail. Sa gratitude va également à S. Rudebeck (Université d'Upsala).

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Appleby, R. M., 1979. — The affinities of Liassic and later Ichthyosaurs. *Paleontology*, **22** (4) : 921-946.

Buchan, S. H., P. Chalinor, W. B. Harland, & J. R. Parker, 1965. — The Triassic stratigraphy of Svalbard. *Norsk Polarinstitutt Skr.*, NR, **135** : 1-94.

Cox, C. B., & D. G. Smith, 1973. — A review of the Triassic faunas of Svalbard. *Geol. Mag.*, **110** : 405-418.

Ginsburg, L., 1968. — L'évolution des fosses temporales chez les Reptiles. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, D, **266** : 761-763.

Huene, F. von, 1930. — Neues Jahrbuch. *Min. Geol. Pal.*, **3** : 264.

Kuhn-Schnyder, E., 1967. — Das problem der Euryapsida. *In* Problèmes actuels de Paléontologie (Évolution des Vertébrés). *Colloque int. CNRS*, éd. du CNRS, Paris, **163**.

McGowan, C., 1972. — Evolutionary trends in Longipinnate Ichthyosaurs with Particular reference to the Skull and Fore Fin. *Life Sci. Contr. R. Ont. Mus.*, **83** : 1-38.

— 1973. — The cranial morphology of the Lower Liassic Latipinnate Ichthyosaurs of England. *Bull. Br. Mus. nat. Hist.*, Geol., **24** (1) : 1-109.

— 1974*a*. — A revision of the longipinnate Ichthyosaurs of the Lower Jurassic of England, with descriptions of two new species (Reptilia : Ichthyosauria). *Life Sci. Contr. R. Ont. Mus.*, **97** : 1-37.

— 1974*b*. — A revision of the latipinnate Ichthyosaurs of the Lower Jurassic of England (Reptilia : Ichthyosauria). *Life Sci. Contr. R. Ont. Mus.*, **100** : 1-30.

— 1976. — The description and phenetic relationships of a new Ichthyosaur genus from the Upper Jurassic of England. *Can. J. Earth Sc. NRCC*, **13** (5) : 668-683.

Mazin, J. M., 1981. — *Svalbardosaurus crassidens* n. g., n. sp., un Ichthyoptérygien nouveau du Spathien (Trias inférieur) du Spitsberg. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, D, **293** : 203-205.

Merriam, J. C., 1908. — Triassic Ichthyosauria, with special reference to the American forms. *Mem. Univ. Calif.*, **1** (1) : 1-196.

— 1910. — The skull and dentition of a primitive Ichthyosaurian from the Middle Triassic. *Univ. Calif. Publ. Bull. Dept. Geol.*, **6** (13) : 317-327.

Oemischen, E., 1938. — Essai sur la dynamique des Ichthyosauriens longipinnati, et particulièrement d'*Ichthyosaurus Burgundiae* (Gaudry). *Annls Paléont.*, **27** : 91-114.

Pinna, G., 1967. — La collezione di retilli triassici di Besano (Varese) del Museo Civico di Storia Naturale di Milano. *Nature*, **58** : 177-192, Milan.

Robinson, J. A., 1976. — Biomekanik des Swimmens aquatischer Reptilien. *Zentbl. Geol. Paläont.*, **2** : 286-288.

Romer, A. S., 1968*a*. — Osteology of the Reptiles. Univ. of Chicago Press. Chicago and London, 772 p.

— 1968*b*. — Notes and comments on the Vertebrate Paleontology. Univ. of Chicago Press. Chicago and London, 304 p.

— 1968*c*. — An ichthyosaur skull from the Cretaceous of Wyoming. *Contr. Geol.*, **7** (**1**) : 27-41.

Schultze, H. P., 1970. — Folded teeth and monophyletic Origin of Tetrapods. *Am. Mus. Novit.* : 1-15.

Shikama, T., T. Kamei, & M. Murata, 1978. — Early Triassic Ichthyosaur, *Utatsusaurus hataii*, gen. et sp. nov., from the Kitakami, Northeast Japan. *Sci. Rep. Tôhoku Univ.*, 25 (Geol.), **48** (2) : 77-97.

Wiman, C., 1910. — Ichthyosaurier aus der Trias Spitzbergens. *Bull. geol. Instn Univ. Upsala*, **10** : 124-148.

— 1929. — Eine neue Reptilien-Ordung aus der Trias Spitzbergens. *Bull. geol. Instn Univ. Upsala*, **22** : 183-196.

— 1933. — Über *Grippia longirostris*. *Nova Acta R. Soc. Scient., Upsal.*, ser. 6, **9** (4) : 1-19. 4 fig., 2 pl.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **3**, 1981,
Section C, nº 4 : 341-343.

Relationships of the Eocene bird " *Numenius* " *gypsorum* Gervais

par Jiři Mlíkovský

Résumé. — La structure du cerveau de *Montirallus* (nov. gen.) *gypsorum*, attribué par Gervais à *Numenius*, indique des affinités avec les Rallidae.

Abstract. — Brain structure of *Montirallus* (nov. gen.) *gypsorum* (Gervais) indicates clear relationships with Rallidae.

J. Mlíkovský : *150 00 Praha 5 — Smíchov, Zborovská 10, Czechoslovakia.*

In 1844, Gervais described an Eocene avian fossil as *Numenius gypsorum*, but the systematic position of this bird remained uncertain. The original decision of Gervais (1844, 1848-1852) was followed by the most of recent workers on avian paleontology (cf. Brunet, 1970). Only Brodkorb (1967) transferred " *Numenius* " *gypsorum* to another scolopacid genus, *Limosa*, with the remark " Generic position very doubtful ". For most authors, " *Numenius* " *gypsorum* is a scolopacid bird of uncertain generic position.

Synonyms

Numenius gypsorum Gervais, 1844 : 293.
Tantalus fossilis Giebel, 1847 : 28.
Tantalatos fossilis ; Reichenbach, 1852, tab. 14 (nomen nudum).
Limosa gypsorum ; Brodkorb, 1967 : 185.

Material : Holotype : femur and impressions of two skeletons, nº 7992 in Muséum national d'Histoire naturelle, Paris. Hypodigm : sternum, nº 7920 in the same Museum. (Both after Brunet, 1970 : 25.)

Horizon and locality : Upper Eocene deposits, gypse de Montmartre ; Montmartre, Paris, France.

Brain structure

Dechaseaux (1970) described and well figured the surface of the brain of " *Numenius* " *gypsorum* after a skull impression of this species. According to this picture the brain of " *Numenius* " *gypsorum* belongs to the A-type of the telencephalon sensu Stingelin (1958) (i.e. brain with the dorsal front formation tendency, " dorsale Frontbildungstendenz "), and to its subtype (1) with shrinked base ("gestauchte Basis ").

My own investigations (Mlíkovský, 1977) have shown that the Scolopacidae and allied charadriiform families have brains of the B-type sensu Stingelin (1958). Because A-

and B-type are not morphological types in the typological sense but tendencies of the telencephalon evolution, it means that " *Numenius* " *gypsorum* cannot be a charadriiform bird.

Giebel (1847) and some other zoologists considered " *Numerius* " *gypsorum* as a threskiornithid. Because the Threskiornithidae have, like the Scolopacidae, brains of the B-type (Mlíkovský, 1977), it must be assumed that " *Numenius* " *gypsorum* is not a member of the family Threskiornithidae.

Familiar relationships

The tendency of brain evolution and general structure of the skull indicate that " *Numenius* " *gypsorum* is to be most probably placed in the Rallidae. In the following features, " *Numenius* " *gypsorum* differs from the Scolopacidae and agrees with the Rallidae : 1) type of brain evolution ; 2) position of optic lobes relatively to the telencephalon ; 3) eyes (judging from the orbits) relatively small. A reexamination of the type would certainly bring a few more features supporting this view.

Generic relationships

It is very difficult to determine the generic relationships of " *Numenius* " *gypsorum* within the Rallidae in spite of the excellent review of this family published recently by Cracraft (1973), because rallid genera are mostly based on bones which are not known in " *Numenius* " *gypsorum*. It seems, therefore, that " *Numenius* " *gypsorum* cannot be (at least at the present time) referred to any currently known rallid genus (judging from the diagnoses given by Cracraft, 1973), which leads to create a new genus for " *Numenius* " *gypsorum* : *Montirallus* gen. nov.

MONTIRALLUS gen. nov.

Type species : *Numenius gypsorum* Gervais, 1844.

Included species : type species only.

Distribution : Upper Eocene of Montmartre, France.

Diagnosis : same as for the only included species ; see Gervais, 1844, Lambrecht, 1933, Brunet, 1970.

Remarks : In the name *Montirallus*, Monti- indicates that the genus originates from Montmartre, France.

Ecology

The relatively small eyes indicate that *Montirallus gypsorum* relied mostly on tactile stimuli for hunting and that it lived in some biotop with very little range of vision, such as reed-beds or thickets.

As indicated by the long and slender, but apparently solid bill, which was about 10 cm long (cf. GERVAIS, 1848), it fed probably upon big insects, worms and other invertebrates, and occasionally upon small vertebrate too. The food was probably collected on the ground.

In all these characteristics *Montirallus gypsorum* agrees with the typical rallids such as *Rallus*, to which it was probably very similar in general (morphological and ecological) habits.

Acknowledgements

I am very grateful to Pr. J.-P. LEHMAN (Muséum national d'Histoire naturelle, Paris) for providing me a copy of J. BRUNET's (1970) paper.

LITERATURE

BRODKORB, P., 1967. — Catalogue of fossil birds. Pt. 3 (Ralliformes, Ichthyornithiformes, Charadriiformes). *Bull. Fla St. Mus. biol. Sci.*, **11** : 99-220.

BRUNET, J., 1970. — Oiseaux de l'Éocène supérieur du bassin de Paris. *Annls Paléont.*, **56** : 3-57 + 4 pl.

CRACRAFT, J., 1973. — Systematics and evolution of the Gruiformes (class Aves). Pt. 3 : Phylogeny of the suborder Grues. *Bull. Am. Mus. nat. Hist.*, **151** : 1-127.

DECHASEAUX, C., 1970. — Cérébralisation croissante chez le courlis (*Numenius*) au cours de la période de l'Éocène supérieur à l'époque actuelle. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, D, **270**, : 771-773.

GERVAIS, P., 1844. — Remarques sur les Oiseaux fossiles. Thèse Fac. Sci. Univ. Paris, and Journ. Institute 1844 : 293. (Not seen.)

— 1848-1852. — Zoologie et paléontologie françaises (animaux vertébrés). Paris, A. Bertrand, t. I : VIII + 271 p., t. II : unpaged, t. III : 80 pl.

GIEBEL, C. G., 1847. — Fauna der Vorwelt, Bd. II. (Not seen.)

LAMBRECHT, K., 1933. — Handbuch der Paläoornithologie. Berlin, Gebr. Borntraeger, 1024 p.

MLÍKOVSKÝ, J., 1977. — Das Vogelgehirn als systematisches Merkmal, p. 6-60. *In* : J. MLÍKOVSKÝ (ed.), Beiträge zur Evolution des Vogelgehirnes. Thesis on Martin-Luther-University in Halle, 278 p., unpublished.

REICHENBACH, L., 1852. — Avium systema naturale. Dresden et Leipzig ; (83 p.) + 100 pl. (Not seen.)

STINGELIN, W., 1958. — Vergleichend morphologische Untersuchungen am Vorderhirn der Vögel auf cytologischer und cytoarchitektonischer Grundlage. Basel, Helbig & Lichtenhahn, 123 p.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., 3, 1981,
section C, nº 4 : 345-361.

Les Rhinocerotidae (Perissodactyla, Mammalia) du Miocène inférieur des Beilleaux à Savigné-sur-Lathan (Indre-et-Loire)

par Léonard Ginsburg, Jacques Huin et Jean-Pierre Locher

Résumé. — Les sables continentaux d'âge Miocène inférieur (MN 3 de l'échelle biostratigraphique continentale européenne) contiennent *Protaceratherium minutum* (Cuvier) et *Brachypotherium* (*Diaceratherium*) *aurelianensis* (Nouel).

Abstract. — The Rhinocerotids of the continental sands of Les Beilleaux at Savigné-sur-Lathan, in the Loire valley, are *Protaceratherium minutum* (Cuvier) and *Brachypotherium* (*Diaceratherium*) *aurelianensis* (Nouel).

L. Ginsburg, *Institut de Paléontologie du Muséum national d'Histoire naturelle, 8, rue Buffon, 75005 Paris.*
J. Huin : *25, rue Alfred de Vigny, 37000 Tours.*
J.-P. Locher, *1, rue G. Planté, 37100 Tours.*

Les sables continentaux des Beilleaux, sur la commune de Savigné-sur-Lathan (Indre-et-Loire) ont livré une faune de Vertébrés terrestres découverte par Collier et Huin (1979), et exploitée par Collier, Huin et Locher. Les deux premiers auteurs ont donné une première étude des micromammifères (*op. cit.*). Depuis les Carnivores ont fait l'objet d'un second travail (Ginsburg, Huin et Locher, 1981). L'examen de ces Carnivores a permis de placer avec précision le gisement dans l'échelle stratigraphique : situé à l'intérieur de la zone MN 3 de l'échelle biostratigraphique du Néogène continental européen, le gisement des Beilleaux est très légèrement plus ancien que celui de Wintershof-West qui, par sa richesse et les études précises dont il a été l'objet, a été choisi comme gisement de référence pour cette zone (Fahlbusch, 1976 ; Ginsburg, 1975).

Comme dans l'article sur les Carnivores, les pièces portant le sigle BEI appartiennent à la collection J. Huin, celles marquées Bbx à la collection Locher.

Pour les mesures, l'obliquité des bords de la muraille externe des dents jugales supérieures rend difficile l'utilisation de la mesure de la longueur maximale de cette muraille. Selon le degré d'usure, la longueur mesurée varie énormément. Aussi, nous avons jugé préférable de prendre pour longueur de ces dents celle des racines externes au niveau du collet. Les dents jugales inférieures seront mesurées de la même manière. Nous suivons en cela Heissig (1969). Pour les largeurs, nous prendrons la plus grande dimension de la couronne au niveau des racines antérieures pour les dents supérieures, et au niveau des racines postérieures pour les dents inférieures.

Les Rhinocérotidés sont habituellement considérés comme un groupe d'approche difficile. La forte variabilité individuelle, plaquée sur une morphologie dentaire très monotone, a longtemps entravé la mise en évidence des véritables caractères distinctifs entre les différents genres. Au cours des quinze dernières années, des recherches sur le terrain ont permis de récolter des matériaux nombreux, en même temps que des études nouvelles étaient entreprises (Heissig, 1969, 1972 ; de Bonis, 1973), dégagées des idées anciennes d'Osborn (1900) et de Roman (1911, 1924). Des caractères diagnostics ont pu être mis en évidence pour de nombreux genres et les phylogénies actuellement sont plus argumentées que précédemment. L'étude des Rhinocérotidés est entrée dans une nouvelle phase.

ÉTUDE SYSTÉMATIQUE

Famille Rhinocerotidae Owen, 1845

Sous-famille Aceratheriinae Dollo, 1885

Genre **PROTACERATHERIUM** Abel, 1910

Diagnose : Aceratheriinae de petite taille. I_1 relativement courte. Présence sur les prémolaires et surtout les molaires supérieures d'un crochet moins développé que chez *Aceratherium*.

Protaceratherium minutum (Cuvier, 1822)

Diagnose : *Protaceratherium* à cingulum lingual épais et continu sur les prémolaires supérieures.

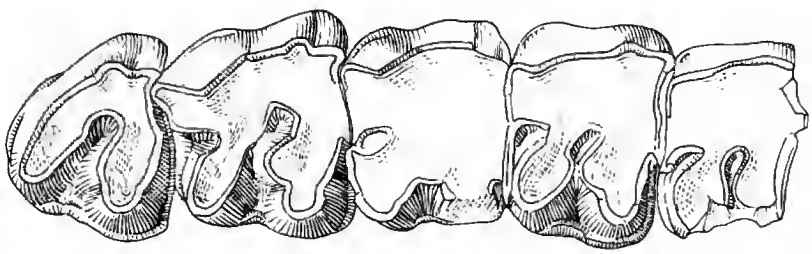


Fig. 1. — *Protaceratherium minutum*. P^3-M^3 droites (BEI 301), face occlusale (G.N.).

Matériel et mesures (en millimètres) : Maxillaire avec P^3-M^3 droites (BEI 301) ; P^4, 18,8 × 29,9 ; M^1, 20,0 × 28,9 ; M^2, 23,7 × 30,7 ; M^3, 20,5 × 28,6. — Maxillaire avec P^4 brisée-M^1 droites (BEI 181). — Maxillaire avec M^2-M^3 droites (Bbx 630) ; M^2, 24,0 × 29,7 ; M^3, 23,3 × 28,0. — I^1 droite (Bbx 606), L (couronne), 30. — P^2 droite (Bbx 605), 19 × 23. — P^3 droite (BEI 199), 19 × 25. — P^4 gauche (BEI 196), 25 × 31. — M^2 gauche (Bbx 639), 29 × 32. — M^2 droite (Bbx 635), 27 × 32. — D^1 droite (BEI 214), 21 × 23. — Mandibule avec I, P_1-M_3 droites, P_2-M_3 gauches (Bbx

626). Mesures de la série droite : I_2, 11,8 × 9,2 à la base du collet ; P_1, 7,0 × 5,9 ; P_2, 16,2 × 13,2 ; P_3, 20,8 × 17,7 ; P_4, 22,0 × 17,6 ; M_1, 23,7 × 16,5 ; M_2, 25,2 × 17,1 ; M_3, 24,4 × 15,6. — P_2 droite (BEI 251), 17 × 11. — P_2 gauche (BEI 175), 18 × 13. — Astragale droit (BEI 179) ; DT, 43,4 ; H, 41,6 ; DL, 27,5 ; DT max. dist., 34,8. — Calcaneum droit (BEI 217) ; H, 75,8 ; DAP bec, 31,8 ; DT sustentaculum tali, 40,0.

Description

Dentition supérieure

L'incisive supérieure est allongée et très basse, comme toutes les incisives supérieures de Rhinocérotidés. La racine est aussi très oblique. La taille de l'échantillon conservé (Bbx 606) indique un individu mâle. L'échantillon Bbx 605, subcarré et ne présentant qu'un faible relief sur la face externe, est très nettement une P^2. Sa face externe est bombée et relevée en sens inverse à l'avant (parastyle) et un peu à l'arrière. La dent est très molarisée, avec un protolophe et un métalophe bien indépendants, rectilignes et parallèles. Il existe aussi une petite crista et un petit crochet très nets. Le cingulum lingual est fort et continu.

P^3 : Présente sur le maxillaire de BEI 301 où elle est malheureusement très usée, cette dent est plus large que longue. On distingue nettement le protolophe et le métalophe qui sont bien séparés et parallèles. La dent isolée BEI 199 semble plutôt une P^3 qu'une P^4 en raison de son profil occlusal encore un peu subcarré, bien que ce critère ne soit pas sans exceptions. Sur la dent du maxillaire BEI 301, le parastyle est important et pointe véritablement en avant ; les deux lophes internes, protolophe et métalophe, sont inclinés vers l'arrière par rapport à un plan parasagittal et sont reliés l'un à l'autre par un petit pont bas qui ferme la vallée centrale du côté interne, comme sur certains échantillons de Selles-sur-Cher et sur le type et échantillon unique connu de *Protaceratherium tagicum*. De même, le crochet allongé en une mince muraille a rejoint la crista. Enfin, le cingulum lingual est particulièrement accusé.

P^4 : La plus typique est celle du maxillaire BEI 301. C'est une dent nettement plus large que longue, à face externe peu bombée, parastyle apparemment moins marqué que sur l'échantillon BEI 196 (encore que l'état d'usure des deux pièces soit différent et masque l'importance relative du parastyle de chacune). L'antécrochet est large et bombé à la base comme celui des molaires tandis que le cingulum labial, fort au niveau du protocône et de la vallée médiane, s'efface au pied du protocône.

Les molaires supérieures sont ramassées sur elles-mêmes, aussi longues que larges à leur base, si bien que M^1 et M^2 présentent un profil occlusal parfaitement carré quand elles ont atteint un grand degré d'usure. La face externe est peu ondulée sauf à l'avant où saillent deux côtes très nettes, correspondant au paracône et au parastyle. Il existe un fort antécrochet et un crochet mince. Il semble ne pas y avoir de cingulum interne, sauf un reste ponctiforme au milieu de l'ouverture de la vallée centrale.

Sur M^3, l'antécrochet est plus faible, la vallée centrale plus ouverte et il reste un petit cingulum postérieur. Le cingulum interne, à part l'épaississement ponctiforme au niveau de la vallée centrale, est absent sur l'échantillon BEI 630 mais encore visible au pied du protocône sur l'échantillon BEI 301.

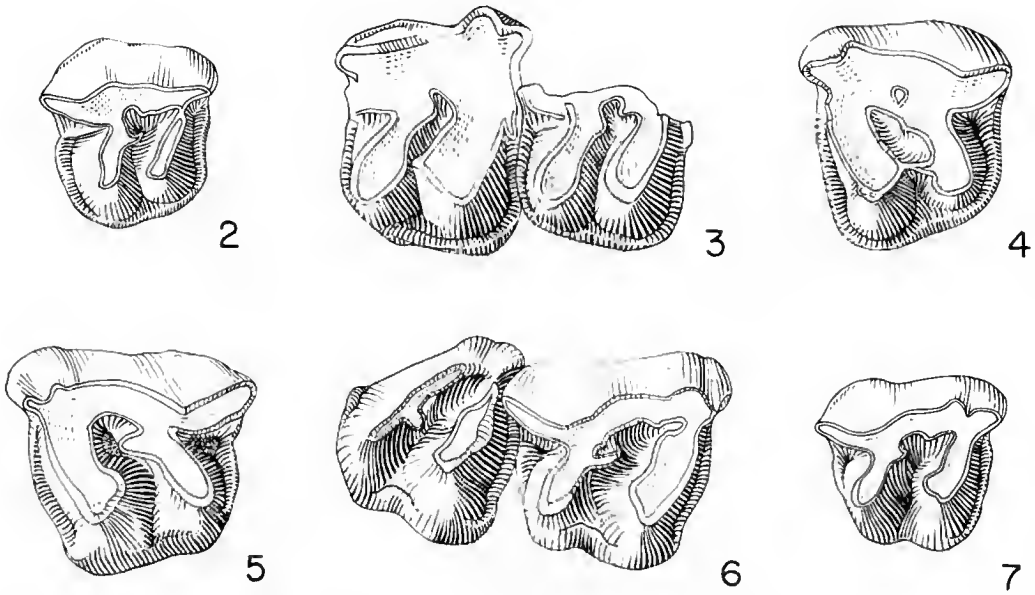


Fig. 2-7. — *Protaceratherium minutum*. 2, P^2 droite (Bbx 605) ; 3, P^3-P^4 droites (BEI 181) ; 4, P^4 gauche (BEI 196) ; 5, M^2 gauche (Bbx 639) ; 6, M^2-M^3 droites (Bbx 630) ; 7, D^4 droite (BEI 214). Faces occlusale (G.N.).

Dentition lactéale

Le spécimen BEI 214 est manifestement une D^4. Petite, molariforme, mais fortement allongée, à tubercules bas et vallée centrale largement ouverte, elle ne peut convenir à une dent définitive. Sa ressemblance morphologique avec une M^1 en fait très nettement une D^4. La muraille externe est bien ondulée, avec une côte importante au niveau du paracône et une, plus faible mais encore très nette, au niveau du métacône. Le parastyle est important et projeté vers l'avant. Il existe aussi un antécrochet bas et faible, une petite crista et un petit crochet ; le protolophe et le métalophe sont parallèles et très écartés l'un de l'autre. Le cingulum antérieur déborde très largement sur la face interne du protocône ; il n'y a pas d'autre trace de cingulum interne.

Os mandibulaire

La belle mandibule trouvée par Locher aux Beilleaux est fine et allongée. La branche mandibulaire est basse et devient de moins en moins haute vers l'avant. Les trous mentonniers sont assez nombreux ; le principal se trouve sous le milieu de la deuxième prémolaire ; deux autres, moins importants, sont placés un peu en avant du niveau de la première prémolaire ; un autre encore plus en avant vers le milieu de la barre ; quelques-uns se trouvent plus en arrière, sous le niveau de la dernière prémolaire et de la première molaire.

Les deux hémimandibules sont très rapprochées l'une de l'autre. L'os est brisé en avant mais il semble qu'entre les deux I_2 en forme de « défense », il reste un espace suffisant pour

des petites I_1. La symphyse s'étend en arrière jusqu'au niveau du contact entre la deuxième et la troisième prémolaire.

La barre, entre la grande incisive et la première prémolaire, est relativement importante. Son bord supérieur, bien caréné, est concave vers l'extérieur.

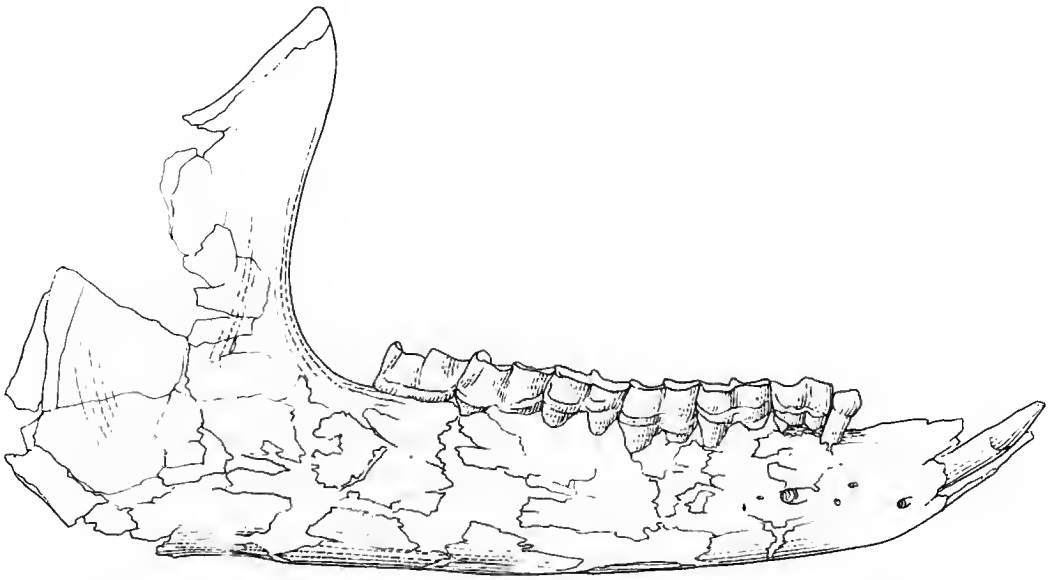


Fig. 8. — *Protaceratherium minutum.* Hémimandibule droite, face externe (× 1/2).

En arrière de la série dentaire jugale, la branche montante s'élève presque verticalement et se recourbe même légèrement vers l'avant dans sa partie supérieure. L'extrémité postéro-inférieure de la mandibule est bien arrondie ; le bord externe y est relevé vers l'extérieur, et de petites crêtes fines sont alignées perpendiculairement, dénonçant la force du muscle masseter qui s'y insère.

Dentition inférieure

L'incisive conservée, I_2, est allongée et sa position sur la mandibule est très couchée en avant. La couronne est de section subtriangulaire, avec un angle interne (ou mésial) très aigu, un angle supéro-externe (ou distal) presque droit, tandis que le bord labial de la dent forme plus un arrondi qu'un angle véritable. L'angle mésial correspond à un beau tranchant qui s'allonge sur toute la longueur de la couronne. A l'angle distal correspond une crête qui présente un contour sinueux. On notera que la face linguale est bombée distalement et légèrement concave mésialement. La dent, dans l'ensemble, est beaucoup plus courte que chez les *Aceratherium*. Comparée aux échantillons de Selles-sur-Cher, cette dent, par sa taille réduite, semble bien avoir appartenu à un sujet femelle. Elle a, en effet, sensiblement la taille des plus petites incisives inférieures du *Protaceratherium minutum*

de Selles-sur-Cher, mais est beaucoup plus petite qu'un lot d'incisives du même gisement rapportables à la même espèce, mais de taille plus considérable, qui ont manifestement appartenu à des mâles. Une incisive de Chitenay, figurée sous le nom de *Ceratorhinus tagicus* race *ligericus* par Mayet (1908 : 113, fig. 38), correspond à un mâle de *Protaceratherium minutum*.

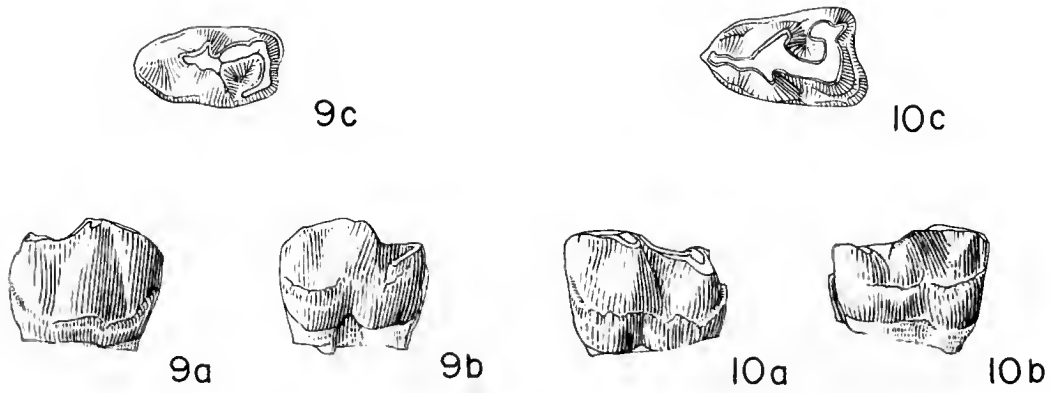


Fig. 9-10. — *Protaceratherium minutum*. 9, P_2 droite (BEI 215) ; 10, P_2 gauche (BEI 175) ; a, face externe ; b, face interne ; c, face occlusale. (G.N.)

Après le diastème, la série des dents jugales est complète. La première prémolaire, P_1, est petite, uniradiculée, et plus longue que large. Elle présente une surface labiale légèrement bombée au niveau du protoconide. Du côté lingual, le bombement est un peu plus en arrière, au niveau de l'amorce du métaconide. Les deux cingulums, externe et interne, sont bien marqués.

Les autres dents jugales, de P_2 à M_3, sont biradiculées et formées d'un métalophide et d'un hypolophide. Le premier comprend trois branches, correspondant respectivement au paraconide, au protoconide et au métaconide. L'autre, l'hypolophide, ne comprend que deux branches, correspondant à l'hypoconide et à l'entoconide. L'hypolophide se raccorde au métalophide non pas à l'angle des deux dernières branches du métalophide, mais nettement plus lingualement, de telle sorte qu'il y a un décalage important sur la muraille externe au niveau de ce raccord. Ce décalage apparaît comme un fort sillon. Ce sillon est de plus en plus accusé de P_2 à M_3. A l'inverse, le cingulum externe et le cingulum interne, très fort sur P_2, sont, en gros, de plus en plus atténués au fur et à mesure que l'on va vers l'arrière, pour n'être plus que très faible sur M_3.

Dans le détail, la P_2 est plus mince à l'avant et proportionnellement plus allongée que les dents qui la suivent. Le paraconide est de direction parasagittale. Sur la face labiale, un sillon marque sa séparation d'avec le protoconide. Sur la face linguale, la fosse trigonide est réduite à un simple sillon vertical. Le sillon postero-externe, à la jonction du métalophide et de l'hypolophide, est peu accusé et légèrement incliné vers l'arrière.

Sur P_3, le paraconide est plus court et plus rabattu du côté lingual. Il devient paral-

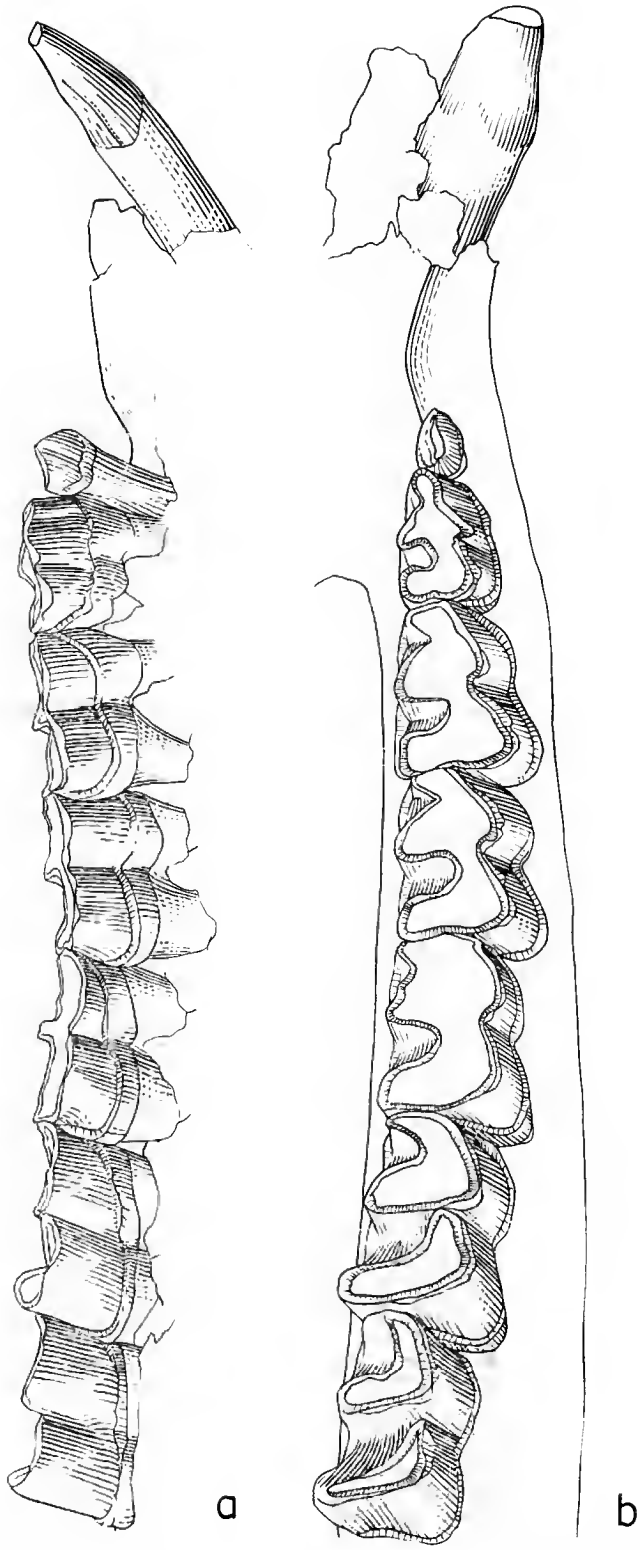


Fig. 11. — *Protaceratherium minutum*. Hémimandibule droite avec I_2, P_1-M_3 (Bbx 626) ; a, face externe ; b, face occlusale. (G.N.)

lèle à la branche postérieure du métalophide. Un semblant de sillon externe demeure à la limite postérieure du paraconide sur la face labiale. Le cingulum externe est plus développé que sur P_2, le cingulum interne est au contraire plus atténué.

P_4 est plus étroite et un peu plus courte que P_3. Le paraconide est encore plus effacé, il n'y a plus de sillon à son niveau sur la face labiale. La vallée antérieure, ou fosse trigonide, est moins longue que sur P_3, à l'inverse de la fosse talonide qui est plus longue.

Les deux premières molaires sont difficiles à distinguer l'une de l'autre : même morphologie, même taille, mêmes proportions. Les cingulums sont seulement un peu plus faibles sur M_2, mais la variation individuelle est telle que ce caractère n'est guère utilisable pour déterminer une dent isolée.

La dernière molaire inférieure, M_3, est un peu plus petite que M_2 ; la branche labiale de son dernier lophide, correspondant à l'hypoconide, est un peu plus courte que sur les deux autres molaires.

Squelette post-crânien

L'astragale est court, trapu et étroit. Son profil dorsal est proche d'un carré. La poulie articulaire tibiale est profonde et les surfaces tarsiennes relativement peu hautes. Il est du même type que ceux de Selles-sur-Cher attribués à *Protaceratherium minutum*, ainsi qu'à celui du squelette de Budenheim (Roman, 1924, fig. 15 et pl. IV, fig. 17) qui appartient à la même espèce.

Le calcanéum est moins caractéristique. Il montre cependant, comme sur les pièces de Selles-sur-Cher et de Budenheim, un manubrium haut et court, un sustentaculum tali épais et une avancée distale pointue, entre le bord externe et la facette d'articulation avec le cuboïde.

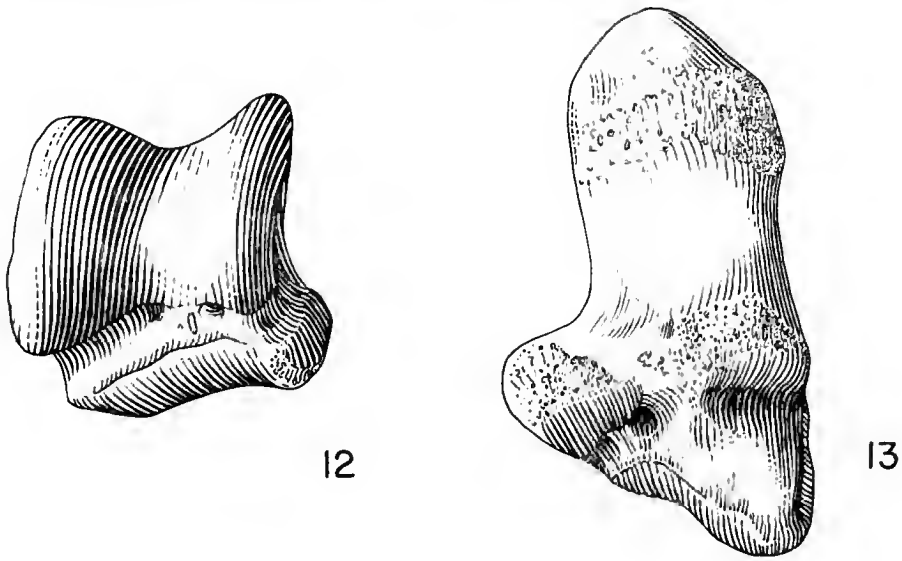


Fig. 12-13. — *Protaceratherium minutum*. 12, astragale (BEI 217) ; 13, calcaneum (BEI 179). Faces dorsales. (G.N.)

Différences de taille

Malgré certaines différences dans la taille de dents homologues, l'ensemble du matériel des Beilleaux présente une grande homogénéité dimensionnelle. Même si l'on excepte le cas des incisives des sujets femelles, qui sont toujours de dimensions plus modestes, on doit constater que le matériel de *Protaceratherium minutum* de Selles-sur-Cher (Mayet, 1908, fig. 41 ; Roman, 1911, fig. 21 et pl. VIII, fig. 4-5) est plus grand que celui des Beilleaux. Plus grands aussi ceux de Budenheim, des environs d'Ulm (cf. Roman, 1911 : 71, fig. 20), de Laugnac, de Pechbonnieu (Astre, 1925, fig. 1) ainsi que le matériel-type de Saint-Laurent près Moissac (Cuvier, 1822, pl. XV, fig. 1, 7, 8, 9). Tous ces gisements sont d'âge aquitanien, sauf peut-être celui de Pechbonnieu qui pourrait peut-être être encore dans le Stampien mais cela n'est pas parfaitement assuré. On pourrait alors penser à une diminution de taille au cours du temps. Mais ce point de vue semble devoir être écarté car les pièces les plus récentes de *Protaceratherium minutum*, qui proviennent d'Artenay, sont presque de la taille de celles de Laugnac et de Selles-sur-Cher.

Rapports et différences

Si les pièces du petit Rhinocérotidé des Beilleaux sont plus petites que celles des Rhinocérotidés de l' « Aquitanien » rapportées classiquement à « *Rh.* » *minutus*, par contre, elles ne s'en distinguent pas par leur morphologie. Les spécimens-types de l'espèce figurés par Cuvier (1822, pl. XV, fig. 8, 9, 10), refigurés par Osborn (1900, fig. 5) puis par Abel (1910, pl. II, fig. 8) montrent sur la P^4 le même allongement transversal, avec un protocône plus important dans le sens de la largeur que l'hypocône, un antécrochet légèrement marqué, un fort crochet, un cingulum interne très fort, une muraille externe peu ondulée, ornée en avant par la côte correspondant au paracône et celle correspondant au parastyle. De même les deux molaires conservées de Saint-Laurent montrent une muraille externe peu accidentée, un antécrochet largement étalé, un crochet plus fin et, sur M^1, un reste de cingulum interne au pied de la partie antérieure de l'hypocône et de la vallée centrale. On peut observer les mêmes caractères de ressemblance sur le matériel de Selles-sur-Cher, celui de Budenheim, celui des environs d'Ulm, de Pechbonnieu, de Laugnac. Il s'agit donc bien de la même espèce.

Curieusement, toutes les pièces de l'Aquitanien furent rapportées par Roman (1911, 1924) à *Ceratorhinus tagicus*, tandis qu'il plaçait les types de Cuvier dans le genre *Aceratherium*. L'espèce *Aceratherium minutum* n'était représentée pour Roman, en 1911, que dans deux gisements : à Saint-Laurent près Moissac et à Auzon près Alais (cf. Roman, 1911, fig. 9). Il semble que des considérations d'ordre stratigraphique aient orienté Roman vers ces déterminations. En effet, le gisement de Saint-Laurent était alors considéré comme d'âge stampien, comme celui d'Auzon, tandis que ceux de Budenheim et Selles-sur-Cher sont aquitaniens et celui de Lisbonne considéré comme burdigalien basal (Roman, 1907). Il est vrai aussi que les types de Cuvier ne consistent qu'en trois dents, qui sont de plus usées à l'extrême et donc difficilement utilisables. Cependant, de Bonis (1973) a montré d'une part que le gisement de Saint-Laurent était d'âge aquitanien, et non stampien, et

d'autre part que les formes de Saint-Laurent, de Laugnac, Selles-sur-Cher, Budenheim, Pechbonnieu appartiennent à la même espèce. Ce qui est étonnant à première vue, c'est qu'il les rapporte encore à *Dicerorhinus* (= *Ceratorhinus*), mais il précise que « la filiation entre les formes qui vécurent au début du Miocène et le Rhinocéros de Sumatra n'est pas établie avec certitude » et, « en attendant une révision détaillée », il préfère conserver le nom du genre admis par les anciens auteurs « sans avoir d'illusions sur la solidité des liens qui unissent les Rhinocéros de l'Insulinde à ceux de l'Agenais ». Aujourd'hui, la révision de ces formes est plus avancée, et il apparaît comme certain que nos petits Rhinocérotidés du Miocène inférieur n'ont rien de commun avec le Rhinocéros de Sumatra (*Dicerorhinus sumatrensis*) et représentent une branche qui s'est éteinte assez tôt en Europe. On doit donc reprendre le nom de genre de *Protaceratherium* donné par Abel en 1910, ainsi que l'a fait Heissig en 1972.

Ce qui est plus surprenant, c'est d'avoir vu les pièces du petit Rhinocérotidé de Lisbonne, types du *tagicus*, attribuées à un *Ceratorhinus*. Roman, dans son premier travail (1907), avait écrit : *Rhinoceros* (*Ceratorhinus* ?) *tagicus* nov. sp. Il indiquait clairement les raisons de sa détermination en écrivant : « c'est principalement la forme triangulaire de M^3, avec crochet mince et allongé, la sinuosité de la vallée médiane de M^1 et M^2 presque fermée par la rencontre du crochet et de l'antécrochet, tous caractères qui se retrouvent, chez *Rh.* (*Ceratorhinus*) *sansaniensis* » (*op. cit.*, p. 44). En fait, ce *Rh. sansaniensis* montre bien une M^3 triangulaire, des vallées médianes de M^1 et M^2 presque fermées, mais ces caractères se retrouvent chez de nombreux genres de Rhinocérotidés, dont en particulier les *Aceratherium*. D'autre part, le « *Rh.* » *tagicus* s'écarte nettement du « *Rh.* » *sansaniensis* et du Rhinocéros de Sumatra par la présence d'un cingulum interne aux prémolaires supérieures et l'importance de l'antécrochet. Sur le « *Rhinoceros* » *sansaniensis*, le caractère le plus remarquable est, d'ailleurs, sur les prémolaires supérieures, l'absence totale de cingulum interne et la fermeture non moins totale des vallées médianes par accolement du protolophe et du métalophe. Le *Rh. tagicus* ne peut donc absolument pas être rattaché ni à la forme de Sansan, ni à la forme actuelle de Sumatra qui présente justement ces mêmes caractères.

En fait, comme l'avait vu Roman, le petit Rhinocéros de Lisbonne est du même groupe que ceux de Selles-sur-Cher et Budenheim. Il ne s'en distingue que par quelques caractères qui ont peut-être une valeur spécifique : effacement du cingulum interne au pied du protocône des deux dernières prémolaires supérieures, et duplicature de l'hypocône de P^2.

Nos pièces des Beilleaux sont aussi à écarter du genre *Prosantorhinus*. Ce genre, également de petite taille, se distingue facilement des *Protaceratherium* par son squelette appendiculaire : *Prosantorhinus* est proche des *Brachypotherium* et son astragale est très étiré transversalement, tandis que celui de *Protaceratherium*, comme celui de tous les Aceratheres, est beaucoup moins large et offre un profil distal subcarré.

Résumons, en ajoutant quelques précisions, les conclusions de cette longue discussion : Heissig (1972) a redonné aux types de Cuvier leur ancienne et bonne appellation générique, *Protaceratherium*, mais il a placé le *tagicus* dans le genre *Brachypodella* (= *Prosantorhinus*). De Bonis (1973) a regroupé avec le *minutus* toutes les pièces de Selles, Budenheim et Pechbonnieu, mais sans discuter l'appellation générique. Enfin, Antunes et Ginsburg (*sous presse*), dans leur révision des faunes de Rhinocérotidés du Miocène de la basse vallée du Tage, ont revu le *Rh. tagicus* et l'ont placé dans le genre *Protaceratherium*.

Sous-famille Teleoceratinae

Genre **BRACHYPOTHERIUM** Roger, 1904

Diagnose : Teleoceratinae primitif, à dents brachyodontes. Membre antérieur tétradactyle. Nasaux plus longs que chez *Teleoceras*.

Sous-genre **Diaceratherium** Dietrich, 1931

(= *Brachydiceratherium* Lavocat, 1951)

Diagnose : *Brachypotherium* primitif présentant un fort sillon subvertical sur la face externe des molaires inférieures, à la jonction du métalophide et de l'hypolophide.

Brachypotherium (**Diaceratherium**) **aurelianensis** (Nouel, 1866)

Diagnose : *Diaceratherium* à métapode très court.

Matériel et mesures (en millimètres) : I^1 gauche (BEI 195), L (couronne), 45,6. — P^1 droite (BEI 116), 25 × 22. — P^2 droite (Bbx 631), 29 × 36. — P^2 gauche (Bbx 616), 25 × 35. — P^3 gauche (Bbx 627), 34 × 48. — P^3 gauche (Bbx 600), 36 × 50. — P^4 gauche (Bbx 608), 38 × 55. — M^1 droite (BEI 164), 43 × 53. — M^1 droite (BEI 417), 49 × 54. — M^2 droite (BEI 133), 47 × 57. — M^2 gauche (BEI 114), 50 × 63. — M^3 droite (Bbx 601), 45 × 54. — M^3 gauche (Bbx 641), 50 × 55. — D^2 gauche (Bbx 636), 31 × 32. — D^3 gauche (Bbx 603), 31 × 39. — D^4 droite (Bbx 643), 37 × 43. — I_2 droite (Bbx 633), L ≠ 30. — P_2 droite (Bbx 634), 26 × 20. — P_3(?) droite (BEI 250), L, 32. — P_3(?) droite (Bbx 620), 32 × 22. — P_4 droite (Bbx 628), 37 × 26. — P_4 droite (BEI 249), 38 × 27. — P_4 gauche (Bbx 614), 39 × 27. — P_4 gauche (Bbx 618), 39 × 27. — P_4 gauche (BEI 299), 39 × 29. — M_1(?) droite (BEI 177), (46) × 30. — M_1 droite (BEI 389), 47 × 29. — M_1 (?) gauche (BEI 273), 47 × 30. — M_1(?) gauche (Bbx 640), 47 × 30. — M_2(?) droite (BEI 300), 52 × 30. — M_3 droite (BEI 172), 51 × 29. — D_4 droite (BEI 248), 39 × 25.

Description

Dentition supérieure

La couronne de l'incisive supérieure est basse et allongée comme sur le spécimen de *Brachypotherium aurelianensis* d'Artenay et le *Brachypotherium aginense* de Laugnac (cf. Repelin, 1917). La dent est bombée à la base, surtout dans ses parties antéro-externes et postéro-internes. Une longue carène la parcourt d'arrière en avant jusqu'à la pointe qui est basse et en position très antérieure. Le spécimen BEI 195, par sa petite taille, semble avoir appartenu à un sujet femelle.

La première prémolaire, P^1, est de profil occlusal bien triangulaire. La face labiale est fortement bombée et le parastyle bien détaché à l'avant ; un petit sillon marque cette séparation sur la face externe, comme chez *Brachypotherium aurelianensis* et *Br. lemanense*. Par contre, le parastyle est réduit chez *Brachypotherium brachypus*. Chez *Aceratherium platyodon*, la face externe ne présente aucune trace de sillon.

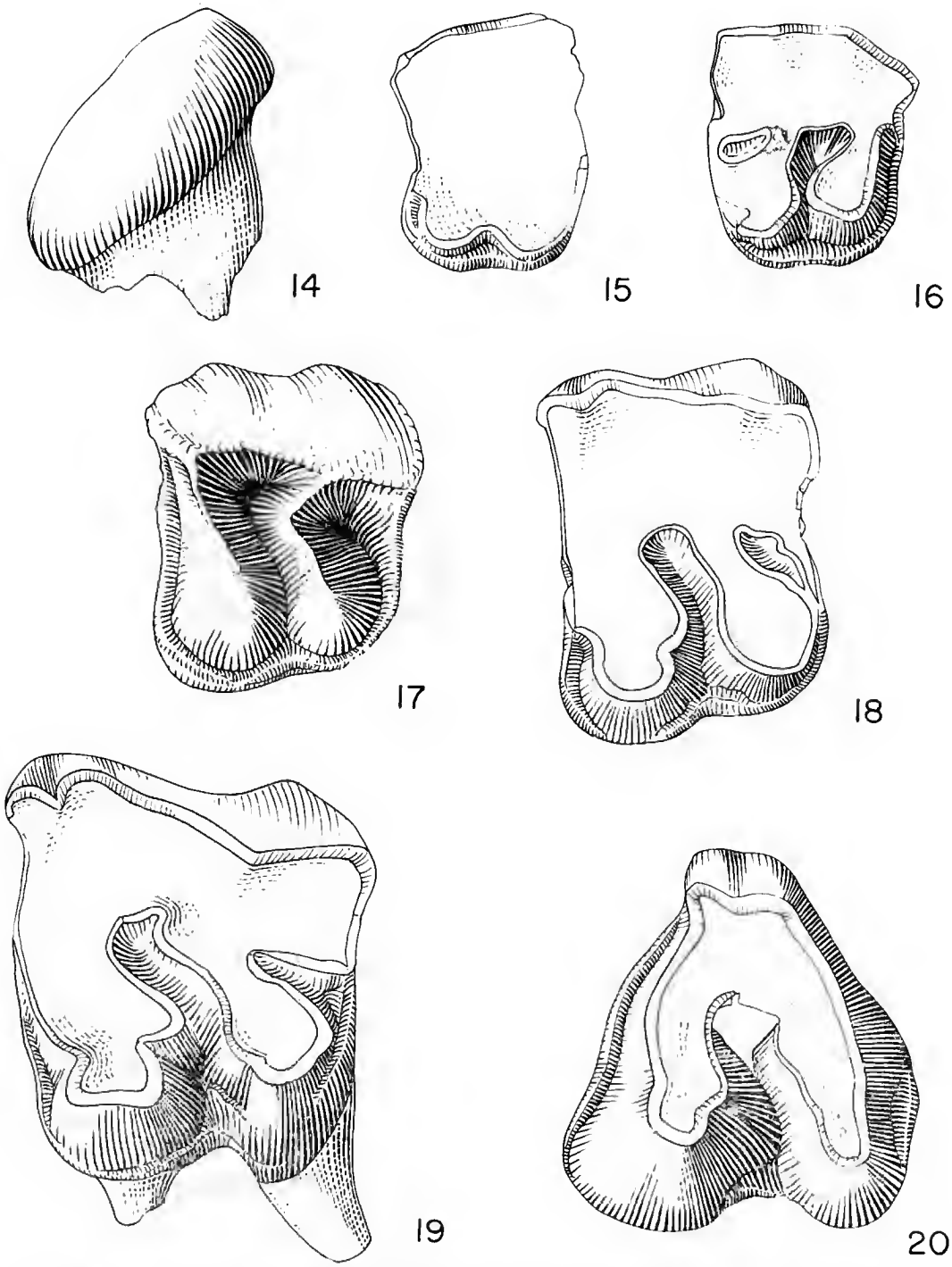


Fig. 14-20. — *Brachypotherium (Diaceratherium) aurelianensis.* 14, I^1 gauche (BEI 195), face externe ; 15, P^2 gauche (Bbx 616) ; 16, P^2 droite (Bbx 631) ; 17, P^3 gauche (Bbx 627) ; 18, P^4 gauche (Bbx 608) ; 19, M^2 gauche (BEI 114) ; 20, M^3 gauche (Bbx 641). Faces occlusales. (G.N.)

P^2 est subcarrée. La muraille externe est peu ondulée mais présente, sur l'échantillon Bbx 631, un angle net au niveau de la séparation entre paracône et métacône. Le protolophe et le métalophe sont bien développés. Ils forment deux lobes parallèles, légèrement inclinés par rapport à un axe transversal. L'antécrochet est large et il existe, du moins le voit-on sur le spécimen le moins usé (Bbx 631), un début de crista. Le cingulum interne est bien développé, comme chez *Brachypotherium lemanense* et *Br. aginense*.

La P^3 est plus allongée transversalement que la dent précédente et la P^4 plus encore que la P^3. Ce point mis à part, les deux dents offrent les mêmes caractéristiques. Sur les deux, l'ectolophe est légèrement ondulé, et marqué seulement d'une petite carène au niveau du paracône. Le parastyle est bien développé. Le protolophe est plus long que le métalophe. Sur ce dernier, l'hypocône forme avec le métaconule un angle vif à la pointe duquel se détache un crochet mince et allongé, bien visible sur les dents vierges. La vallée centrale est relativement large, et le cingulum basal interne net mais assez mince. Tous ces traits anatomiques se retrouvent sur les dents correspondantes du beau crâne de Neuville-aux-Bois figuré par Mayet (1908, pl. 1, fig. 2). Ces caractéristiques sont les mêmes que chez *Brachypotherium lemanense* hormis le cingulum interne qui est ici beaucoup plus mince.

Les deux premières molaires supérieures sont subcarrées. Leur face externe est relevée en aile au niveau de la base et de l'arrière du métacône, le paracône y forme une forte côte. Le parastyle est bien développé, quoique plus petit que le paracône. Les deux lophes internes sont bien développés, parallèles et sensiblement de même importance. Comme sur les deux dernières prémolaires, l'hypocône forme avec le métaconule un angle vif à la pointe duquel se détache le crochet. Une petite crista est visible sur les dents fraîches. L'antécrochet est fort et la vallée centrale très sinueuse. A l'extrémité linguale du protolophe, un étranglement net tend à isoler le protocône. Cet étranglement est bien visible sur les dents usées. Sur les dents fraîches, il n'est repérable qu'à la base du protolophe. Enfin, il n'existe ni sur M^1 ni sur M^2 la moindre trace de cingulum labial.

La M^3 est simple. Sa vallée centrale est large et profonde. Il existe un crochet faible, un antécrochet, un étranglement au niveau du protocône, et, à l'arrière, un reste de cingulum.

Dentition lactéale supérieure

La D^2 est très caractéristique par sa morphologie. Quatre fortes côtes ornent la face externe : une correspondant au parastyle, une au paracône, une, la plus marquée, intermédiaire entre les deux tubercules externes, enfin la dernière pour le métacône. Le protolophe est très couché vers l'arrière tandis que le métalophe suit un axe transversal. Il existe une petite crista, un petit crochet et un reste de cingulum interne. Toutes ces caractéristiques se retrouvent sur la D^2 du *Brachypotherium aurelianense* d'Artenay, ainsi que sur le *Brachypotherium aginense* de Montaigu-le-Blin figuré par Viret (1929, pl. 27, fig. 1). Chez *Brachypotherium brachypus*, la muraille externe est beaucoup moins fortement costelée.

La D^3 est une dent au profil occlusal plus carré que la D^2, par suite de l'élargissement considérable de la partie linguale. Elle est, cependant, de proportion plus allongée que les deux premières molaires. Sa muraille externe est marquée par les deux très forts reliefs du parastyle et du paracône, ainsi que par la présence d'une forte côte au niveau du méta-

cône. Entre ces deux derniers reliefs (paracône et métacône), la surface de l'ectolophe est légèrement bombée. En arrière du métacône, l'ectolophe se relève en aile. Il existe aussi un reste de cingulum labial au pied du métacône. Le protolophe et le métalophe sont allongés, bien séparés l'un de l'autre, et inclinés vers l'arrière. La vallée centrale est large. L'antécrochet est important, le crochet allongé vers l'avant. La crista est nette et tend à rejoindre le crochet.

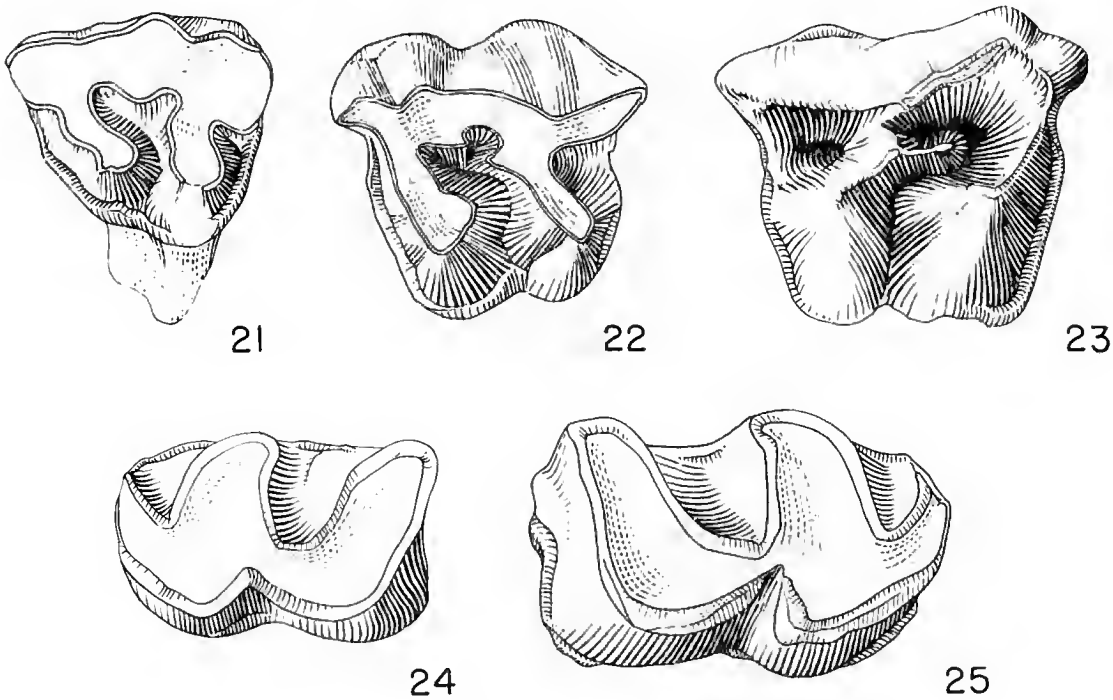


Fig. 21-25. — *Brachypotherium (Diaceratherium) aurelianensis.* 21, D^2 gauche (Bbx 636) ; 22, D^3 gauche (Bbx 603) ; 23, D^4 droite (Bbx 643) ; 24, M_1 (?) gauche (BEI 273) ; 25, M_3 droite (BEI 172). Faces occlusales. (G.N.)

La D^4 est un peu plus allongée que la D^3. L'ectolophe est moins sinueux : le parastyle est aussi fort mais le paracône est un peu moins marqué et surtout la côte qui marquait, sur D^3, l'emplacement du métacône a entièrement disparu. Par contre, le léger bombement déjà signalé sur D^3 entre le paracône et le métacône est visible ici, ainsi que le reste de cingulum externe au pied du métacône. Les deux lophes linguaux (protolophe et métalophe) sont comme sur D^3 dirigés vers l'arrière et bien séparés l'un de l'autre. L'antécrochet est large, le crochet mince, allongé et dirigé bien antéro-postérieurement, tandis que la crista est à peine indiquée. La D^4 du Brachypothère de Chilleurs-aux-Bois et d'Artenay a les mêmes caractéristiques et les mêmes dimensions.

Dentition inférieure

L'incisive inférieure est longue, de section subtriangulaire, avec un angle très aigu sur le bord mésial et un angle moins aigu au bord distal. La face occlusale (ici linguale) est lisse et concave. La face labiale (ou inférieure, ou externe) montre un bel arrondi, comme sur les pièces du *Brachypotherium aurelianensis* d'Artenay. La taille est aussi la même.

Les dents jugales sont plutôt courtes et trapues. Leur structure est simple : un métalophide que suit un hypolophide. Sur la face externe, un fort sillon vertical ou subvertical marque la rencontre de la branche antérieure de l'hypolophide sur la branche postérieure du métalophide. Ce dernier est formé de deux branches bien orthogonales entre elles. Celles de l'hypolophide forment entre elles un angle légèrement plus ouvert.

Dentition lactéale inférieure

Une dent jugale inférieure de lait a été récoltée. C'est la pièce BEI 248. Son allongement, la minceur de son émail, l'importance du paraconide et le léger sillon qui, au fond de la fosse trigonide, marque la séparation du protoconide et du métaconide sont assez caractéristiques. Les proportions, en particulier sa largeur, et la faible longueur de son trigonide en font nettement une D_4. Elle ne semble pas différer de celles du *Brachypotherium aurelianensis* d'Artenay.

Rapports et différences

Comme on vient de le voir, le grand Rhinocérotidé des Beilleaux ne se sépare pas de celui d'Artenay. Celui de Chilleurs-aux-Bois, celui de Neuville-aux-Bois lui sont aussi identiques. La seule différence un peu notable est la plus grande force de cingulum interne sur la P^2 des Beilleaux, que l'on pourrait prendre pour un caractère archaïque. Mais les deux autres grandes prémolaires supérieures, P^3 et P^4, nous ont montré un cingulum pas plus développé sinon même plus mince qu'à Artenay et Neuville et l'on sait que même cet élément peut avoir un développement inconstant. Sur le beau matériel de *Brachypotherium aginense* de Laugnac étudié par Repelin (1917), on voit que ce cingulum est plus ou moins bien développé sur la P^4, et peut même disparaître au pied tant du protocône que de l'hypocône. On ne peut donc conclure à un certain archaïsme chez notre Brachypothère des Beilleaux, que nous ne séparerons en rien de ceux de celui de la partie inférieure et moyenne des sables de l'Orléanais.

Un dernier point se pose, celui de la désignation supraspécifique. Le *Rh. aurelianensis* Nouel fut d'abord attribué au genre américain *Teleoceras* par Osborn (1900), que suivirent Stehlin (1907) et Mayet (1908). Mais Roger ayant créé dès 1904 le terme *Brachypotherium* pour le grand Teleocératiné européen, il fut suivi par la majorité des auteurs qui attribuèrent désormais l'espèce de Nouel à ce genre (Stehlin, 1925 ; Roman et Viret, 1934 ; etc.). Cependant, il apparut que le *Brachypotherium aurelianensis* de l'Orléanais n'était peut-être pas l'ancêtre du *Brachypotherium brachypus* qui le remplace à partir du niveau de Baigneaux. Il semble bien que ce point de vue soit exact. Mais les deux espèces sont encore si proches que nous trouvons préférable de les inclure dans le même genre et

de distinguer seulement deux sous-genres. C'est ce qu'a fait récemment Ginsburg (1980) en prenant le nom de *Brachydiceratherium* créé comme sous-genre par Lavocat en 1951 pour l'*Aceratherium lemanense*. Il s'est avéré depuis, grâce aux découvertes de de Bonis dans l'Agenais, que cette dernière espèce était un Teleoceratinae et était considérée comme le prédécesseur et ascendant direct du *Br. aurelianensis*. Le nom de *Brachydiceratherium* devrait donc s'appliquer au grand Teleoceratidae de l'Orléanais. Mais Dietrich avait auparavant décrit sous le nom de *Diaceratherium tomerdingensis* des restes d'un grand Rhinocerotidae retirés d'une fente karstique d'âge aquitanien à Tomerdingen. Et il s'avère que ces pièces doivent rentrer dans l'espèce *lemanense*, ainsi que l'a correctement indiqué de Bonis (1973 : 124). On connaît en particulier à Tomerdingen les séries D^1-D^4 et P^1-M^2, quelques molaires inférieures, ainsi qu'un nasal et deux métapodes. Tous les caractères sont ceux des espèces *aginense* et *aurelianensis*. Les prémolaires et les deux premières molaires supérieures ne se départagent en particulier pas de celles des Beilleaux par leurs structures essentielles. Les prémolaires ont même un bourrelet cingulaire lingual faiblement développé, et les dents lactéales sont presque superposables à celles des Beilleaux. Le nom supraspécifique doit bien être le même. Heissig (1973) va même plus loin : il rétablit à *Diaceratherium* son statut générique.

Conclusion

Cette courte étude a permis d'identifier avec précision les Rhinocérotidés des Beilleaux. Deux formes seulement sont représentées : *Protaceratherium minutum* (Cuvier) et *Brachypotherium* (*Diaceratherium*) *aurelianense* (Noucl).

Il est à noter que ce sont les seuls Périssodactyles connus dans le gisement. Aucun reste attribuable à un Anchithère ou un Tapir n'a été retrouvé. A noter aussi la pauvreté du gisement en espèces de Rhinocérotidés. De Bonis signale quatre espèces présentes de Rhinocérotidés à Paulhiac, et quatre à Laugnac. Ces deux gisements emplis de marnes correspondent à des mares plus ou moins temporaires où des conditions de piégeage des animaux ont duré assez longtemps. Il en est de même pour le gisement de Sansan, où l'on connaît aussi quatre Rhinocérotidés et où les sédiments, argilo-marneux, évoquent un bord de lac assez permanent. Par contre, dans les gisements fluviatiles, les apports détritiques sont brusques et intermittents ; les restes d'animaux sont transportés aux périodes de crues. La faune représentée ne correspond en général qu'à une fraction moins importante de la faune vivant à cette époque. C'est seulement un coup de filet lancé sur les bords des fleuves. C'est le cas des différents gisements des sables de l'Orléanais. Il semble qu'on puisse étendre la généralisation au cas des Beilleaux.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Abel, O., 1910. — Kritische Untersuchungen über die paläogenen Rhinocerotidae Europas. *Abh. K. K. geol. Reich., Wien*, **20** : 1-52.

Antunes, M., & L. Ginsburg, — Les Rhinocerotidae du Miocène de Lisbonne. Systématique, écologie, paléogéographie, valeur stratigraphique. *Mém. Univ. Nova Lisboa, Ciencias da Terra* (sous presse).

Astre, G., 1925. — Le plus ancien Cératorhiné connu en Europe. *Bull. Soc. géol. Fr.*, **25** : 383-389.

Bonis, L. de, 1973. — Contribution à l'étude des Mammifères de l'Aquitanien de l'Agenais. Rongeurs-Carnivores-Périssodactyles. *Mém. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, n.s., C, **28** : 1-192.

Collier, A., et J. Huin, 1979. — Découverte d'un gisement d'âge burdigalien inférieur dans des sables sous-jacents aux Faluns de Touraine. Étude de la faune de Rongeurs et intérêt biostratigraphique. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, D, **289** : 249-252.

Cuvier, G., 1822. — Recherches sur les ossements fossiles. 2e édit., Paris.

Dietrich, W. O., 1931. — Neue Nashornreste aus Schwaben (*Diaceratherium tomerdingensis* n. g., n. sp.). *Z. Säugetierk.*, **6** (5) : 203-220.

Fahlbusch, V., 1976. — Report on the international Symposium on mammalian stratigraphy of the European Tertiary. *News Stratigr.*, **5** (2-3) : 160-167.

Ginsburg, L., 1975. — Une échelle stratigraphique continentale pour l'Europe occidentale et un nouvel étage : l'Orléanien. *Bull. Natur. Orléan.*, 3e sér., **18** : 1-11.

— 1980. — *Hyainailouros sulzeri*, Mammifère Créodonte du Miocène d'Europe. *Annls Paléontol.*, **66** (1) : 1-55.

Ginsburg, L., J. Huin, et J.-P. Locher, 1981. — Les Carnivores du Miocène inférieur des Beilleaux à Savigné-sur-Lathan (Indre-et-Loire). *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4e sér., **3**, C, (2) : 183-194.

Heissig, K., 1969. — Die Rhinocerotidae (Mammalia) aus der oberoligozänen Spaltenfüllung von Geimersheim bei Ingolstadt in Bayern und ihre phylogenetische Stellung. *Bayern. Akad. Wiss.*, München, N.F., **138** : 1-133.

— 1972. — Die obermiozäne Fossil-Lagerstätte Sandelzhausen. 5. Rhinocerotidae (Mammalia). Systematik und Ökologie. *Mitt. bayer. Staatsamml. Paläont. hist. Geol.*, München, **12** : 57-81.

— 1973. — Die Unterfamilien und Tribus der rezenten und fossilen Rhinocerotidae (Mammalia). *In* « Saugetierkunden Mitteilungen », BLV Verlags., München, **40** (1) : 25-30.

Lavocat, R., 1951. — Révision de la faune des Mammifères oligocènes d'Auvergne et du Velay. Science et Avenir édit., Paris, p. 1-153.

Mayet, L., 1908. — Étude des Mammifères miocènes des sables de l'Orléanais et des faluns de la Touraine. *Annls Univ. Lyon*, n.s., **24** : 1-336.

Nouel, A., 1866. — Mémoire sur un nouveau Rhinocéros fossile. *Mém. Soc. Agric. Sci., Orléans*, **7** : 1-13.

Osborn, H. F., 1900. — Phylogeny of the Rhinoceroses of Europe. *Bull. Am. Mus. nat. Hist.*, **13** : 229-268.

Repelin, J., 1917. — Les Rhinocérotidés de l'Aquitanien supérieur de l'Agenais (Laugnac). *Annls Mus. Hist. nat. Marseille*, **16** : 1-45.

Roman, F., 1907. — Le Néogène continental dans la basse vallée du Tage (rive droite). *Mems Servs géol. Port.*, 1-88.

— 1911. — Les Rhinocérotidés de l'Oligocène d'Europe. *Archs Mus. Lyon*, **11** : 1-92.

— 1924. — Contribution à l'étude de la faune de Mammifères des Littorinenkalk (Oligocène supérieur) du bassin de Mayence. *Trav. Lab. Géol. Univ. Lyon*, **7** (6) : 1-54.

Roman, F., et J. Viret, 1934. — La faune de Mammifères du Burdigalien de la Romieu (Gers). *Mém. Soc. géol. Fr.*, n.s., **9** (2-3), no 21, 1-67.

Stehlin, H. G., 1907. — Notices paléomammalogiques sur quelques dépôts miocènes des bassins de la Loire et de l'Allier. *Bull. Soc. géol. Fr.*, 4e sér., **7** : 525-550.

— 1925. — Catalogue des ossements de Mammifères tertiaires de la collection Bourgeois à l'École de Pont-Levoy (Loir-et-Cher). *Bull. Soc. Hist. nat. Anthrop. Loir-et-Cher*, **18** : 77-274.

Viret, J., 1929. — La faune de Mammifères de l'Oligocène supérieur de la Limagne bourbonnaise. *Annls Univ. Lyon*, n.s., **47** : 1-328.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **3**, 1981,
section C, nº 4 : 363-397.

Place et signification des dépôts villafranchiens de Moustiers-Ségriès et faune de Mammifères de Cornillet (Alpes de Haute-Provence)

par Émile Heintz et Michel Dubar

Résumé. — Plusieurs types de dépôts (lacustre, détritique, grossier, carbonaté) existent au toit du remplissage du bassin néogène de Riez-Valensole, dans la région de Ségriès-Moustiers, en piémont de l'arc subalpin de Castellane. L'évolution des phénomènes majeurs d'érosion et de sédimentation est montrée grâce aux coupes stratigraphiques relevées dans chaque secteur de sédimentation. Le lac de Puimoisson est contemporain de la mise en place du premier cône détritique de piémont de la plaine de Clastre. Plus à l'est, près des Beaumes, les résurgences karstiques ont un rôle prépondérant : des travertins et des tufs s'y forment presque exclusivement. La formation du deuxième cône détritique marque finalement l'extension des épandages caillouteux en glacis. Dans cette stratigraphie plusieurs niveaux repères paléontologiques sont connus. Dans la série lacustre existent, vers son milieu, de grands mammifères de la zone MN 15 et, à sa partie supérieure, des micromammifères de la zone MN 16a. A la base de la formation carbonatée se trouvent des grands mammifères de la zone MN 17. Le matériel paléontologique étudié ici provient de ce dernier niveau dans lequel se placent les sites de Cornillet. Les dix espèces de Mammifères, identifiées jusqu'à présent, montrent que la faune villafranchienne de Cornillet est identique à celle de Saint-Vallier et que son âge — Pléistocène inférieur ou Pliocène supérieur, suivant l'acception ancienne ou nouvelle de la limite Plio-Pléistocène — peut être estimé à 2,5 millions d'années.

Abstract. — Several types of formations have been observed at the filling top of the Neogene basin near Ségriès-Moustiers, below the subalpine mountain range of Castellane : lacustrine, coarse, detrital and carbonated. The evolution of the main sedimentation and erosion phenomena appears on the stratigraphic sections of each area : the first series of the coarse detrital which is represented by the alluvial cone of Plaine de Clastre, is contemporaneous with the lacustrine regime of Puimoisson. The most important development of calcareous tuffs and travertines in the carbonated sequence is located in the district of Les Beaumes. The second series of coarse detrital indicates the extension of the gravelly piedmont slopes (glacis). In the lacustrine sediments two paleontological marker-beds are known. The oldest lies in the middle part and yields large mammals of zone MN 15 ; a younger one is in the upper part and yields micromammals of zone MN 16a. In the lower part of the travertine series, large mammals were collected in several sites at Cornillet. The ten mammalian taxa till now identified show that the villafranchian fauna of Cornillet is identical to that of Saint-Vallier, and that its age — Upper Pliocene — might be estimated to 2,5 M.Y.

M. Dubar : *LA 184 du CNRS, CRA de Sophia-Antipolis, 06565 Valbonne.*
E. Heintz : *LA 12 du CNRS, Institut de Paléontologie, 8, rue de Buffon, 75005 Paris.*

I. GÉNÉRALITÉS

Répartition des faciès terminaux

De la vallée de l'Asse à la vallée du Verdon (fig. 1), les couches lacustres de Puimoisson constituent le meilleur niveau-repère des formations supérieures du bassin : les grands mammifères le rattachent à la zone de Perpignan (zone MN 15) tandis que les rongeurs appartiennent à la zone de Seynes (z. MN 16a) (Guérin, Mein, Truc, 1970).

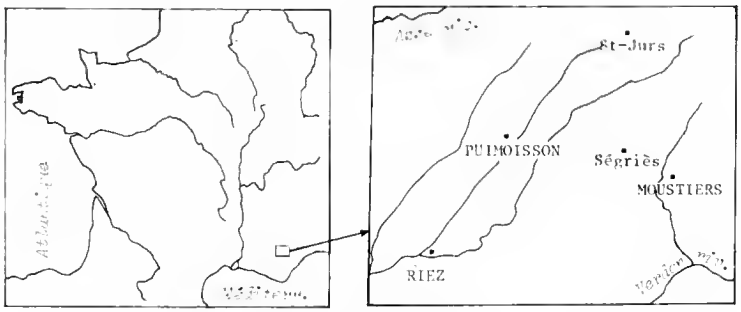


Fig. 1. — Localisation géographique de la région étudiée.

A proximité des axes hydrographiques principaux (Asse et Verdon), les poudingues fluviatiles prennent, à ce niveau stratigraphique, une grande importance. Du côté de la vallée de l'Asse, les dépôts fluviatiles restent influencés cependant par des limons et des argiles provenant de la région centrale du bassin.

A l'approche des reliefs calcaires, on assiste au grand développement des cailloutis anguleux : ce sont des sédiments détritiques calcaires placés aux débouchés des ravins principaux ; ils alternent très souvent avec des lits argileux ou limoneux.

Enfin, très localement, dans la région de Ségriès existe, à la partie supérieure des assises lacustres, un puissant entablement de travertins et de tufs fossilifères.

Les gisements a grands mammifères de Ségriès

La stratigraphie la plus complète est donnée par le site de Cornillet 3 (fig. 2, B) : au-dessus des couches lacustres *stricto sensu* (couches L_1 à L_4 et S-L), on trouve un ensemble caillouteux (c. S_1 à S_3) couronné par un horizon pédologique rubéfié (c. S_4), puis une couche limoneuse assez indurée (S_5) qui a livré les restes osseux, puis un banc travertineux (S_6), enfin, après une couche sableuse de transition (S_7), l'ensemble stratifié des « brèches de Balène ».

La localisation des sites paléontologiques de la région de Ségriès est la suivante :

Sites	Réf. stratigr.	Coordonnées Lambert
Ségriès G.M.T.	L_2	x = 909,380 ; y = 180,975 km ; z = 766 m
Cornillet 1	S_5	x = 909,625 ; y = 181,350 km ; z = 805 m
Cornillet 3	S_5	x = 909,400 ; y = 181,000 km ; z = 780 m
Cornillet 4	S_5	x = 909,540 ; y = 181,175 km ; z = 800 m
Le Réservoir	S_6	x = 909,525 ; y = 180,825 km ; z = 775 m
Cornillet 2	S_6	x = 909,525 ; y = 181,325 km ; z = 803 m

La distinction de plusieurs sites traduit avant tout les conditions de récolte et non des différences stratigraphiques réelles. Tous les sites sont identiques, ou très voisins, en âge. Cette observation de terrain est d'ailleurs pleinement confirmée par l'étude des fossiles.

II. ÉVOLUTION DES CONDITIONS DE DÉPÔT SUR LE PIÉMONT SUBALPIN DU SERRE DE MONTDENIER DANS LA RÉGION DE MOUSTIERS-SÉGRIÈS

Fluctuations lacustres et phases d'épandages caillouteux

Les couches lacustres de la région de Ségriès sont développées sur plus de quarante mètres d'épaisseur. Dans le secteur des Beaumes, la partie supérieure, représentée par un banc induré travertineux, a près de dix mètres d'épaisseur. La localisation stricte de ces assises de précipitations carbonatées dans la région de Ségriès est-elle due aux effets de l'érosion récente ou existe-t-il des causes anciennes à ces limites ?

1. Vers le nord-ouest

En direction du ravin de Balène, la barre travertineuse sommitale (S_6 de Cornillet) disparaît sous les brèches supérieures (S_8). Plus à l'ouest encore, sur l'autre bord du ravin de Balène, un peu au-dessus des ruines de Balène, vers la cote 790, apparaissent des limons rougeâtres à cailloux mal roulés (BS_1, fig. 2, A) sur un banc de calcaire lacustre à oncolithes (BL, fig. 2, A). Cette disposition montre que la série carbonatée n'existe pas ici. A-t-elle été érodée ou bien sa formation n'a-t-elle pas eu lieu ? La deuxième hypothèse paraît la plus vraisemblable, car la coupe de Cornillet révélait déjà, à peu de distance des puissants bancs des Beaumes, une diminution de la puissance de la formation.

2. Vers le sud-est

Les grands affleurements travertineux développés dans le secteur des Beaumes ne réapparaissent pas de l'autre côté de la dépression de Ségriès. Les couches lacustres qui en constituent le fond semblent elles-mêmes perdre de l'importance. Sur l'autre bord, seules les couches rutilantes dites « marnes rouges de Puimoisson » sont présentes. La stratigra-

phie de ces assises apparaît clairement dans les forts ravinements du bord nord-est de la plaine de Clastre (fig. 2, D) :

— La base est constituée par une série (Cl_1, fig. 2, D) où alternent, avec des contacts de base souvent érosifs, des cailloutis subarrondis, des limons, des paléosols rouges.

— Les couches suivantes (Cl_2, fig. 2, D) correspondent à des dépôts lacustres blanchâtres (calcaires crayeux, marneux, noduleux). Le joint supérieur est souligné par un encroûtement de calcaire crayeux.

— La partie médiane (Cl_3, fig. 2, D) épaisse de 25 à 30 m constitue l'essentiel de l'accumulation et donne le faciès « marne rouge » à l'ensemble de la coupe. C'est, comme pour la base Cl_1, une alternance de cailloutis, limons et paléosols. Les joints de stratification témoignent de la violence des apports grossiers.

— Au-dessus apparaissent à nouveau quelques passées lacustres (Cl_4, fig. 2, D), notamment un horizon sombre humique à coquilles d'eau douce et un banc à oncolithes.

— Enfin, sommitalement (2 à 3 m d'épaisseur) se trouvent des cailloutis en bancs serrés et très indurés (Cl_5, fig. 2, D).

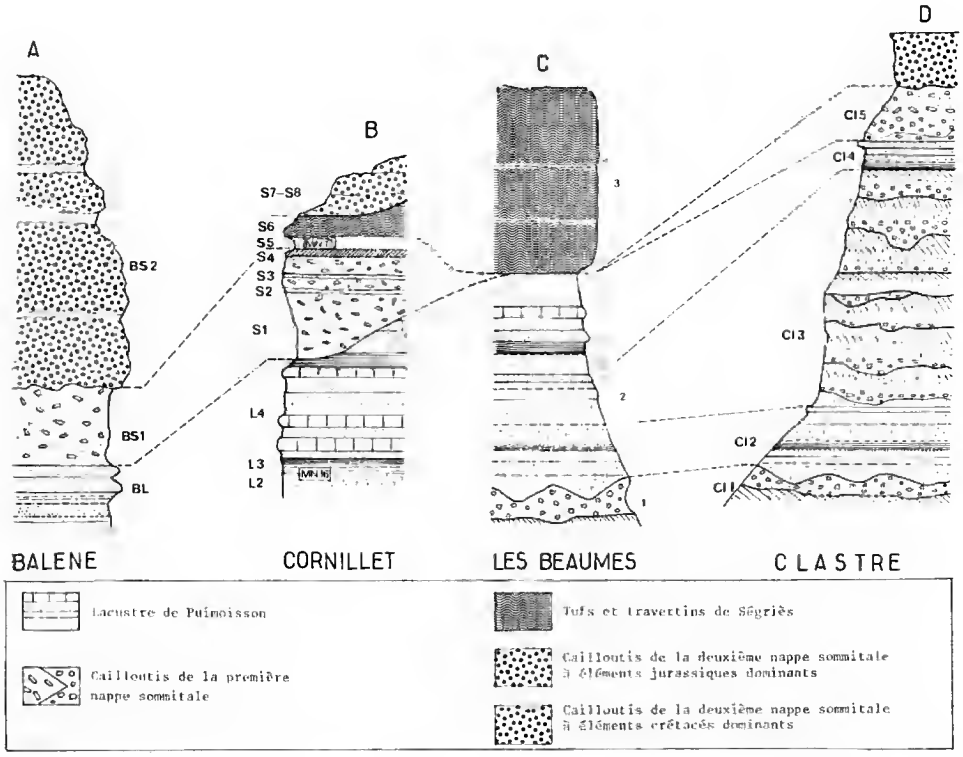


Fig. 2. — Corrélations stratigraphiques dans la région de Ségriès-Moustiers dans les principaux domaines sédimentaires.

Cette coupe permet donc d'affirmer que les couches de « marnes rouges » sont contemporaines du lac de Puimoisson. Nulle part la barre travertineuse n'apparaît dans ce secteur.

Il existe donc ici les traces de deux extensions lacustres limitées vers l'est par les grandes accumulations de matériel détritique grossier de la plaine de Clastre : l'une contemporaine ou légèrement antérieure à la première phase d'épandage caillouteux ; l'autre, plus récente, légèrement antérieure à la deuxième phase d'épandage (tabl. IX).

Rôle du bassin-versant dans la morphogenèse du piémont

Le contact chaîne subalpine — bassin néogène est d'ordre tectonique. La zone déformée (verticalisation des couches) est étroite (quelques dizaines de mètres) et il est probable que la morphologie globale anté-tectonique a été conservée. L'enracinement du réseau hydrographique ancien est reconnaissable et les épanchements alluviaux de piémont sont facilement rattachables à des zones d'origine précise dans le substrat montagneux subalpin (fig. 3 et fig. 4).

1. Les cônes d'épandages de matériel détritique

Dans la région considérée, la zone des travertins et tufs est bordée par deux épandages principaux de cailloutis : au nord celui des brèches de Balène, au sud celui de la plaine de Clastre.

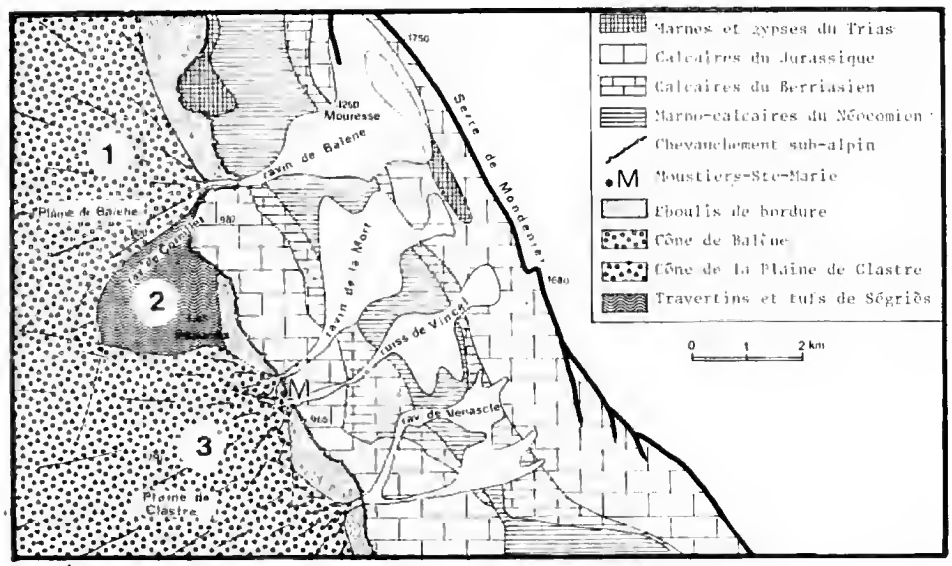


Fig. 3. — Schéma paléogéographique du secteur Ségriès-Moustiers lors de l'épisode des épandages caillouteux sommitaux (deuxième phase) : 1, cône de Balène ; 2, formations carbonatées du secteur Ségriès-Les Beaumes ; 3, cône de la Plaine de Clastre.

a. — L'énorme cône de Balène correspond à la zone de décharge du puissant ravin du même nom à la sortie des gorges de Négaras. La zone drainée, le parcours direct depuis les crêtes (Mouresse entre 1 100 et 1 400 m), explique la puissance du cône et son extension vers l'aval jusqu'à la ferme de Valensolette, distante d'environ 5 km (fig. 3 et 4,I). La pétrographie des galets indique des apports principaux à partir des assises jurassiques dont les affleurements ne descendent pas actuellement en dessous de 1 200 m d'altitude dans ce secteur.

L'avant-versant, constitué de Crétacé inférieur marno-calcaire, ne semble avoir eu qu'un rôle secondaire quant à l'origine du matériel. Il a essentiellement servi de zone de transit du matériel de l'amont vers l'aval.

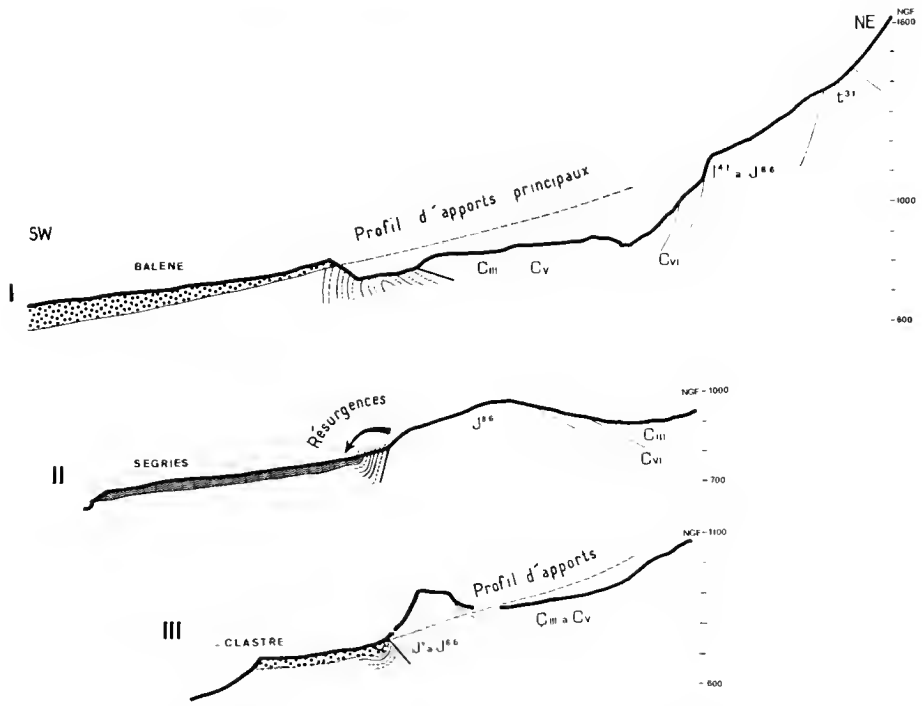


Fig. 4. — Coupes morphologiques et géologie sommaire de la bordure subalpine montrant les principaux phénomènes d'apport dans la région de Moustiers-Ségriès à la fin du Pliocène. Du nord-ouest au sud-est : I, cône d'épandage caillouteux de Balène ; II, formation carbonatée de Ségriès-Les Beaumes ; III, cône d'épandage caillouteux de la Plaine de Clastre.

Les fortes charges terrigènes du cône de Balène ont, semble-t-il, repoussé vers le sud-est la limite de la zone des précipitations carbonatées de Ségriès. Celle-ci, non visible, est située sous la couverture de la plaine de Balène, à peu de distance du ravin de Cornillet.

b. — La plaine de Clastre constitue un vaste épandage de matériel détritique issu des massifs de bordure par des voies anciennes qui devaient être sensiblement identiques

à celles des actuels ravins de la Mort et du ruisseau de Vineel qui franchissent la barre de Moustiers dans des gorges étroites (fig. 4, III). Le profil du réseau hydrographique n'évoque qu'une compétence érosive modérée encore qu'une évolution au cours du temps ait pu se produire. Il semble qu'une perte de puissance des apports se soit manifestée lors des épisodes terminaux : les poudingues de la série moyenne de la plaine de Clastre (Cl_3, fig. 2, D) traduisent des mises en place brutales dans des chenaux alors que la nappe de cailloutis terminale (Cl_5), à matériel plus dispersé, révèle une diminution de la force des courants.

La zone drainée et évidée au cours du temps est l'axe du synclinal subalpin de Vénasele constitué essentiellement de séries marno-calcaires du Crétacé inférieur néocomien. Le matériel libéré et déposé sur le piémont a été alternativement des silts et des cailloutis. La répartition pétrographique de ces derniers confirme les systèmes de mise en place de matériel local calcaire, subalpin : vers le bord nord-ouest du cône, les cailloutis présentent un mélange d'éléments jurassiques et crétacés ; vers le sud-est, à partir du ravin de Bourras, les plaquettes issues du Crétacé deviennent très abondantes.

2. **La zone des précipitations carbonatées** (fig. 3 et 4-II)

Dans le secteur de Ségriès, selon une coupe SE-NW partant de la barre calcaire jurassique de Poissonnière et passant par les Beaumes (fig. 2, C), le ravin de Cornillet, le ravin de Balène, l'épaisseur des couches de travertins et de tufs diminue progressivement. C'est en suivant cet axe que les eaux de résurgences karstiques s'écoulaient à partir des reliefs de la bordure subalpine en direction du lac de Puimoisson. La disposition des formes reliques du réseau hydrographique souterrain et des sources actuelles de grand débit (Mouresse et Fouent de Magne) constitue les marques de la disposition ancienne.

III. PALÉONTOLOGIE

Les nouvelles fouilles effectuées depuis 1978 ont permis de récolter de nombreux spécimens qui apportent d'importants compléments d'information notamment sur les Ruminants, groupe fort mal représenté dans les récoltes antérieures (Dubar *et al.*, 1978).

Famille des Bovidae

Genre **GAZELLA**

Gazella borbonica Depéret, 1884

Matériel : Jusque-là *Gazella borbonica* n'était connue à Cornillet que par une seule M_3. De récentes campagnes de fouilles ont permis de récolter de nombreux spécimens. La liste du maté-

riel s'établit à présent comme suit : un massacre d'un individu mâle comportant les deux chevilles presque complètes, l'essentiel des frontaux, la région postérieure des nasaux et l'orbite gauche complète ; un fragment de cheville mâle ; une cheville femelle incomplète mais munie de sa base ; un fragment de cheville femelle, Cornillet 3 ; un maxillaire gauche portant P^3-M^3, très usées, Cornillet 3 ; un maxillaire gauche portant D^4-M^1, Cornillet 3 ; un maxillaire droit portant P^3-M^3, peu usées ; une M^3 gauche, peu usée ; une M^1 droite, usée ; une P^2 gauche, usée ; une mandibule droite portant D_2-M_2, Cornillet 3 ; une mandibule gauche portant M_1-M_2, Cornillet 3 ; trois M_3 droites dont une non usée de Cornillet 3 ; une P_4 gauche ; cinq incisives ; humérus : 4 moitiés distales, une droite et trois gauches ; radius : 1 complet gauche, 2 moitiés proximales droites, 2 moitiés distales droites ; cubitus : 2 fragments ; carpiens : 1 scaphoïde, 1 pyramidal, 1 grand os ; métacarpes : 1 gauche complet, 1 fragment proximal gauche, 3 fragments distaux ; fémur : 1 tête articulaire ; tibia : 1 moitié proximale, 2 moitiés distales droites ; astragales : 2 gauches et 2 droits ; calcanéum : 2 fragments ; péronéal : 1 ; cubonaviculaire : 1 fragment ; grand cunéiforme : 1 ; métatarses : 1 complet, 1 fragment proximal, 2 fragments distaux, 1 os discoïde ; phalanges I : 9 dont 5 antérieures et 4 postérieures ; phalanges II : 10 ; phalanges III : 9 ; grands sésamoïdes : 11 ; petits sésamoïdes : 2.

Tous ces spécimens proviennent, sauf indication contraire, de Cornillet 4.

Description

Crâne et chevilles (pl. I, 1a et b)

Le seul crâne disponible est très fragmentaire : sa région faciale est incomplète, les parties cérébrale et occipitale manquent.

L'orbite, assez proéminente, est presque circulaire ; ses diamètres antéro-postérieur et supéro-inférieur atteignent 41 mm. La largeur bi-orbitaire atteint au moins 95 mm. En avant de l'orbite se situe une fosse lacrymale assez profonde. L'état de conservation du spécimen ne permet pas de se prononcer sur la présence ou l'absence d'un hiatus ethmoïdal. Le bord postérieur des nasaux se place approximativement en regard du bord antérieur de l'orbite. La partie préservée des os nasaux est longue de 37 mm mais cela ne renseigne pas sur leur longueur totale. Les trous sourcilliers sont grands, profonds et triangulaires. Leur écartement est de 34 mm. La suture interfrontale est légèrement surélevée en forme de bourrelet. Les frontaux présentent une dépression en avant des trous sourcilliers et un bombement entre les deux chevilles. La fossette postorbitaire est clairement visible (pl. I, 1b). Le crâne cérébral, immédiatement en arrière des orbites, est large de 65 mm.

La cheville s'insère au-dessus de l'orbite. Le bord postérieur de la base de la cheville se place un peu en arrière du bord orbitaire postérieur. La cheville est implantée obliquement par rapport au plan sagittal : le grand axe de sa section recoupe ce dernier dans la région antérieure du crâne.

En vue latérale, la cheville s'élève loin au-dessus du toit crânien et s'incurve légèrement vers l'arrière ; ainsi son bord antérieur est faiblement convexe, son bord postérieur faiblement concave. En vue frontale, les chevilles divergent régulièrement mais faiblement sous un angle de 20° à peine. Leur écartement à la base est de 44 mm ; rappelons que cette mesure correspond à la distance comprise entre les milieux du bord antérieur de chaque cheville. L'écartement des chevilles à 7 cm au-dessus de leur base est de 61 mm et de 87 mm dans la région apicale.

La section de la cheville est ovale (cf. pl. I, 1b). Son degré de compression transverse

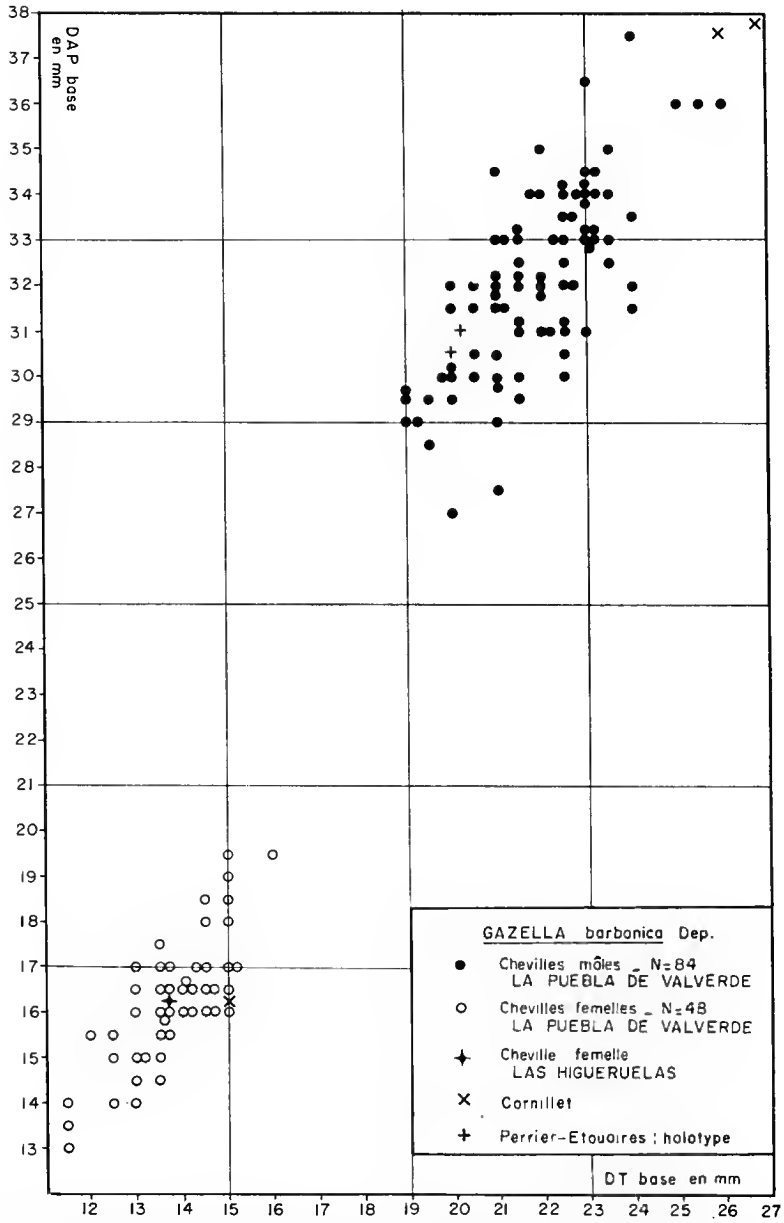


FIG. 5. — *Gazella borbonica* Depéret. Distribution des chevilles mâles et femelles en fonction des diamètres antéro-postérieur (DAP) et transverse (DT) mesurés au niveau du bourrelet basilaire.

augmente de la base vers l'apex de sorte que les bords antérieur et postérieur deviennent progressivement plus tranchants et les faces latérales plus plates.

L'ensemble de ces observations coïncide bien avec les caractères du crâne holotype de *Gazella borbonica* de Perrier-Étouaires (cf. Depéret, 1884, pl. VIII, fig. 1 et de Giuli et Heintz, 1974, pl. III) ainsi qu'avec la description que Viret (1954 : 122) donne pour la gazelle de Saint-Vallier.

En ce qui concerne les dimensions des chevilles, on observe que celles de Cornillet s'insèrent bien dans la variation de la population de *G. borbonica* de La Puebla de Valverde, même si elles se placent à l'extrémité supérieure de l'aire de variation (fig. 5 et tabl. I).

Tableau I. — Dimensions et indices des chevilles mâles et femelles de *Gazella borbonica* de La Puebla de Valverde (Teruel, Espagne) et de Cornillet. (Pour la technique de mensuration, voir Heintz, 1971 : 210, fig. 1. Les mesures sont en mm.)

GAZELLA borbonica chevilles		LA PUEBLA DE VALVERDE			CORNILLET	
		N	Min. - Max.	M		
LONGUEUR (chevilles à peu près complètes)	♂	13	160 - 200		160	170
	♀	14	77 - 140		-	-
DAP à la base	♂	86	27,0 - 37,5	31,8	37,5	38,0
	♀	48	13,0 - 19,5	16,2	16,5	-
DT à la base	♂	94	18,0 - 26,0	21,7	26,0	27,0
	♀	48	11,5 - 16,0	13,7	15,0	-
DAP à 7 cm de la base	♂	55	20,5 - 30,0	25,1	31,0	32,0
DAP à 5 cm de la base	♀	29	7,5 - 15,5	12,4	13,0	-
DT à 7 cm de la base	♂	55	11,5 - 17,0	14,0	17,0	17,0
DT à 5 cm de la base	♀	29	6,5 - 11,0	9,4	10,0	-
DT base X 100 / DAP base	♂	85	60,86-76,19	68,45	69,33	71,05
	♀	48	76,47-93,75	84,69	90,90	-
DT à 7 ou 5 cm X 100 / DAP à 7 ou 5 cm	♂	55	50,0 - 64,0	55,79	54,83	53,12
	♀	29	65,38-88,0	76,39	76,92	-

Dans le matériel de Cornillet figurent deux fragments de chevilles de gazelles femelles. Le premier, long de 50 mm, est pourvu de sa base, le second, long de 70 mm, en est dépourvu. Ces chevilles, de taille bien moindre que celles des mâles, sont légèrement arquées. Leur

surface est parcourue par de fins sillons longitudinaux. Leur section est ovale (cf. pl. III, 2). Sur l'important matériel de La Puebla de Valverde, on observe que la forme et surtout la section des chevilles femelles sont plus variables que celles des mâles. Les deux spécimens de Cornillet coïncident bien avec *G. borbonica* de Saint-Vallier (cf. Viret, 1954 : 124 et pl. 18) et s'insèrent bien dans la variation de la population de La Puebla de Valverde (fig. 5, tabl. I).

Dents supérieures (pl. I)

Les molaires se caractérisent par leur forme assez prismatique, l'absence de colonnette interlobaire et d'îlot central, le contour anguleux des lobes internes. Leur muraille externe est plate dans l'ensemble. Cependant, les trois styles (para, méso et méta) se présentent sous forme de fines côtes, et le pilier du paracône est apparent bien que peu prononcé. La face postérieure de la M^3 présente une gouttière verticale, bordée du côté externe par le métastyle fortement étiré vers l'arrière. Les prémolaires sont relativement petites. La P^2 biradiculée se caractérise par le très faible développement du protocône et du parastyle.

Les dimensions des dents supérieures (tabl. II) coïncident avec celles de *G. borbonica* de Saint-Vallier et de La Puebla de Valverde.

Dents inférieures (pl. I et III)

Les molaires inférieures se caractérisent par leur section verticale presque prismatique ; leur largeur toujours faible n'augmente que peu du sommet vers la base de la couronne. M_1 et M_2 ont une muraille interne en forme d'éventail, M_3 est à peu près rectangulaire. Le pli antérieur est peu développé, les tubercules interlobaires font défaut. La muraille interne est assez plate.

Sur P_4, parastylide et paraconide sont soudés en un bloc ; le métaconide peu développé est soudé à l'entoconide.

Les dimensions et indices d'hypsodontie des dents inférieures (tabl. II) coïncident bien avec *G. borbonica* de Saint-Vallier et de La Puebla de Valverde.

Os des membres (pl. II)

Globalement, la morphologie des os des membres de la gazelle de Cornillet est très semblable à celle des gazelles actuelles telle *Gazella dorcas*. Sur l'articulation distale de l'humérus, la lèvre externe n'est pas tranchante mais arrondie.

Le radius présente, sur la face antérieure de sa région distale, une coulisse médiane (tendon de l'extenseur antérieur du métacarpe) de faible longueur. Cette coulisse est bordée par deux crêtes parallèles, aiguës mais peu développées.

Le métacarpe possède une face postérieure sensiblement plane.

La face postérieure du métatarse est légèrement convexe dans sa région proximale. Elle est étroite, bien délimitée latéralement et faiblement creusée dans la région moyenne de la diaphyse.

Concernant les rapports des longueurs des os des membres il faut noter que le radius est moins long que le métacarpe, lui-même plus court que le métatarse. Les phalanges I du membre antérieur sont plus longues que celles du membre postérieur (tabl. III).

Tableau II. — Dimensions et indices d'hypsodontie des dents de *Gazella borbonica* de Cornillet.

Gazella borbonica Cornillet	Longueur	largeur 1	largeur 2	hauteur	Indice hypsodontie
M^1-M^3	34,0	-	-	-	-
	38,5	-	-	-	-
M^3	15,5	11,0	9,8	-	-
	14,3	10,8	10,1	-	-
	15,6	11,3	9,8	24,2	155
M^2	12,5	9,8	11,0	-	-
	14,2	10,5	10,8	-	-
M^1	12,3	10,6	10,5	-	-
	14,6	11,7	11,3	18,1	123
	11,7	11,2	11,1	-	-
P^4	7,5	8,2	-	-	-
P^3	7,7	6,8	-	-	-
P^2	6,7	6,4	-	-	-
D^4	11,2	10,8	10,5	-	-
M_3	19,3	7,7	7,3	23,7	122
	19,7	7,5	7,7	-	-
	19,3	7,0	7,5	-	-
M_2	14,7	6,8	7,2	21,2	144
	13,5	7,7	8,0	-	-
M_1	13,0	6,1	6,7	16,6	127
P_4	9,0	4,9	-	-	-
D_3	8,2	4,0	-	-	-
D_2	5,0	2,0	-	-	-
D_2-D_4	26,2	-		-	-

Tableau III. — *Gazella borbonica*. Mesures des os des membres (en millimètres).

Gazella borbonica Cornillet	Longueur	DAP prox.	DT prox.	DAP dist.	DT dist.
Humérus	-	-	-	13,3	25,2
	-	-	-	13,8	26,0
	-	-	-	14,3	25,9
	-	-	-	13,2	25,0
Radius	145	14,0	24,5	14,8	21,7
	-	13,2	23,4	-	-
	-	14,4	24,8	-	-
	-	-	-	15,5	21,0
	-	-	-	13,8	20,4
Métacarpe	157	14,7	20,0	14,6	19,7
	-	15,2	20,4	-	-
	-	-	-	14,0	19,2
	-	-	-	14,4	20,0
Métatarse	164	20,2	19,2	15,5	21,0
Phalange I antérieure	40,0	13,1	9,4	9,8	8,7
	40,0	13,4	9,2	9,8	8,9
	41,0	-	9,9	9,6	8,3
	41,5	13,2	9,7	9,8	8,8
Phalange I postérieure	37,5	14,3	-	8,9	8,8
	36,5	13,6	10,1	8,9	8,6
	35,0	13,6	10,6	9,0	9,2
	35,0	13,9	10,5	9,0	9,2

Les dimensions des spécimens de Cornillet concordent bien avec celles de *G. borbonica* de Saint-Vallier et de La Puebla de Valverde (voir tabl. IV).

Remarques sur l'âge : Dans le Néogène d'Europe occidentale, le genre *Gazella* est représenté par plusieurs espèces successives dans le temps. Parmi ces dernières, la gazelle de Cornillet s'identifie à *G. borbonica*, espèce assez fréquente dans les gisements plio-pléistocènes d'Espagne, de France, d'Italie et de Grande-Bretagne. D'après divers documents inédits, l'aire de répartition de cette espèce doit s'étendre beaucoup plus loin vers l'est, jusqu'en Géorgie au moins. En France, *G. borbonica* est connue à partir du Ruscinien (gisement de Serrat d'en Vacquer et CSU de Perpignan, voir Leinders et Michaux, 1969), zone MN 15 jusqu'à la fin du Villafranchien moyen, zone MN 17 (anciennement Pléistocène inférieur considéré actuellement comme la fin du Pliocène). Dans cet intervalle de temps, l'espèce se transforme, de sorte que plusieurs stades évolutifs peuvent être distingués. La gazelle de Cornillet est à peu près au même stade évolutif que *G. borbonica* de Saint-Vallier et peut donc être considérée — vu la proximité géographique des deux gisements — comme

à peu près synchrone de cette dernière. Cette datation, acquise précédemment à l'aide d'une seule M_3, est confirmée par l'ensemble du nouveau matériel trouvé ces dernières années.

Tableau IV. — Dimensions des astragales de *Gazella borbonica* de diverses faunes villafranchiennes de France et d'Espagne. La longueur axiale (= longueur minimale = longueur restreinte) est mesurée du plus creux de la trochlée proximale au plus creux de la trochlée distale.

GAZELLA Borbonica Astragales		CORNILLET	SAINT-VALLIER	PUEBLA DE VALVERDE
Longueur totale	N	3	2	13
	Min - Max	27,0-27,4	26,5 - 27,0	24,0 - 27,5
	M	27,23	26,75	25,92
Longueur axiale	N	4	-	11
	Min - Max	20,8-21,5	-	19,5 - 21,6
	M	21,22	-	20,29
D.T. proximal	N	4	1	14
	Min - Max	16,4-17,4	15,0	14,5 - 17,5
	M	16,70	-	15,92
DAP milieu	N	4	1	18
	Min - Max	14,9-15,3	15,0	13,5 - 16,0
	M	15,05	-	14,50
D.T. distal	N	4	2	18.
	Min - Max	16,0-16,8	15,5 - 16,0	15,0 - 16,5
	M	16,50	15,75	15,58
DT dist. x 100 / Long. axiale	N	4	-	11
	Min - Max	76,2-78,8	-	75,0 - 81,0
	M	77,73	-	77,42

Genre ? **GAZELLOSPIRA**

? **G. torticornis** (Aymard, 1855)

Matériel : Un fragment distal de métacarpe, Cornillet 3.

Dimensions : DAP distal = 24,5 mm ; DT distal = 34,5 mm. Elles dépassent un peu les dimensions homologues de « *Cervus* » *philisi* de Saint-Vallier (voir tabl. V).

TABLEAU V. — Mensurations des os des membres des Cervidés de Cornillet et comparaison avec ceux de Saint-Vallier.

Croizetoceros ramosus		CORNILLET		SAINT-VALLIER		
		Corn. 3	Corn. 3	N	Min-Max	M
METACARPE	Longueur	207,0		3	198,0 - 199,5	198,50
	DAP prox.	18,5		5	17,5 - 19,5	18,9
	DT prox.	(26)		5	23,5 - 25,5	24,9
	DAP dist.	18,0		6	17,0 - 19,0	18,0
	DT dist.	26,0		6	25,5 - 27,0	26,2
TIBIA	DAP dist.	24,0	22,5	17	22,5 - 24,5	23,8
	DT dist.	30,0	(29)	16	27,5 - 32;5	29,7
"Cervus" philisi		Corn. 1	Corn. 1			
HUMERUS	DAP dist.	23,0		12	21,5 - 24,5	22,83
	DT dist.	39,5		12	36,5 - 40,5	38,54
RADIUS	Longueur	234,0	-	6	216,0 - 248,0	228,58
	DAP prox.	22,5	23,0	18	20,5 - 24,5	22,11
	DT prox.	40,0	39,0	18	34,0 - 41,0	37,50
	DAP dist.	22,5	-	9	21,5 - 24,5	22,44
	DT dist.	-	-	9	32,5 - 37,5	34,77
METACARPE	Longueur	222,0	-	9	207,0 - 226,0	219,33
	DAP prox.	21,5	22,5	13	21,5 - 25,0	23,07
	DT prox.	30,5	30,5	14	28,5 - 35,0	30,85
	DAP dist.	21,0	-	11	20,0 - 22,5	21,27
	DT dist.	(32)	-	11	30,0 - 34,5	32,31
Eucladoceros senezensis		Corn. 3	Corn. 3			
HUMERUS	Longueur	(260,0)		1	286,0	-
	DAP dist.	32,7		18	32,5 - 37,5	34,75
	DT dist.	56,2		18	55,0 - 66,0	59,50
ASTRAGALE	Longueur	66,0		33	59,5 - 68,5	64,37
	DT dist.	39,0		35	35,5 - 43,0	40,42
CALCANEUM	Longueur	127,0		18	122,5 - 142,5	134,19
	DAP prox.	49,2		21	46,5 - 52,5	49,92
METATARSE	DAP prox.	43,0		18	44,5 - 50,5	47,08
	DT prox.	41,7		19	40,5 - 47,0	43,63

Description
(pl. III, 3)

Cette moitié distale de métacarpe est longue de 112 mm et partiellement endommagée. Un examen rapide de ce spécimen aurait pu conduire à le rapporter à « *Cervus* » *philisi*. Cependant, sa morphologie ne coïncide pas avec celle des Cervidés. En effet, sa face postérieure est assez plate et en tout cas beaucoup moins creuse que celle des Cervidés de taille analogue tel « *C.* » *philisi*. Sa face antérieure ne présente pas de sillon médian, contrairement aux Cervidés où il reste généralement bien apparent sur toute la longueur du métacarpe. Son articulation distale possède des quilles-guides aiguës et proéminentes sur la face antérieure. Tous ces caractères justifient une attribution à la famille des Bovidés.

Parmi les Bovidés villafranchiens actuellement connus en Europe occidentale, c'est *Gazellospira torticornis* qui ressemble le plus au spécimen de Cornillet. Cependant, si la concordance de taille est bonne, la morphologie, par contre, ne coïncide pas aussi bien qu'on pourrait le souhaiter. En effet, les métacarpes de *G. torticornis* se caractérisent habituellement par une dilatation bien visible de la diaphyse, juste au-dessus de l'articulation distale. Sur le métacarpe de Cornillet, la diaphyse s'élargit progressivement vers l'extrémité distale à peu près comme sur « *Cervus* » *philisi*. C'est donc avec un doute que nous rapportons ce spécimen de Cornillet à *Gazellospira torticornis*.

Remarques : *G. torticornis* est représentée dans la plupart des faunes villafranchiennes de France (Roccancyra, Pardines, Saint-Vallier, Coupet, le gisement type, Chillac et Senèze), mais généralement par un nombre restreint de spécimens fragmentaires, ce qui ne facilite pas les comparaisons. L'espèce est plus abondamment représentée dans les faunes villafranchiennes d'Espagne. Son aire de répartition, bien que non formellement établie, déborde largement l'Europe occidentale et s'étend au moins jusqu'en Géorgie. En Europe occidentale, *G. torticornis* n'existe pas dans la zone MN 15 : elle apparaît dans la zone MN 16 (et non MN 17 comme souvent indiqué) ; en France, elle disparaît entre Senèze et Peyrolles, soit après la fin de la zone 17, aux environs de la limite plio-pléistocène telle qu'on l'admet actuellement.

Genre **LEPTOBOS**

Espèce indéterminée

Matériel : Aucun reste de Bovinae n'a encore été signalé de Cornillet. Les fouilles effectuées récemment permettent de dresser la liste des spécimens suivants qui tous proviennent de Cornillet 1 : une mandibule droite, assez endommagée, portant M_3-P_3 ; une molaire inférieure incomplète ; un fragment de molaire ; une partie distale d'un humérus droit ; un fragment de calcanéum droit.

Description
(Pl. III, 5)

La mandibule munie de M_3-P_3 possède une branche horizontale épaisse (30 mm au milieu de M_3) relativement à sa hauteur ; ce fait s'observe d'une façon générale chez tous les *Leptobos*. Les molaires sont très caractéristiques par leurs fûts prismatiques, la grande hauteur de la couronne, le fort développement de la colonnette interlobaire plus ou moins noyée dans le cément, etc.

Notons aussi, sur la face interne, la présence d'une colonnette accolée au bord postérieur du pilier du métaconide ; elle est peu développée sur M_1, très forte sur M_2, vestigiale sur M_3. La morphologie des prémolaires est conforme à celle des Bovinés. Il en va de même des ossements qui se distinguent assez aisément de ceux du Cervidé *Euclado-ceros*.

Les dimensions des dents et ossements concordent avec celles de *Leptobos stenometopon* de Saint-Vallier (cf. tabl. VI).

Discussion

Les Bovinae plio-pléistocènes d'Europe restent mal connus ; aucune étude détaillée couvrant l'ensemble des espèces n'a été publiée. Aussi, la détermination spécifique et même générique d'un matériel ne va-t-elle pas sans poser de problèmes. Ainsi, la détermination du genre *Leptobos* peut être faite assez facilement à l'aide d'un crâne mais pas à l'aide d'une mandibule et de quelques ossements, du moins dans l'état actuel des connaissances. Plusieurs observations incitent, cependant, à rapporter le matériel de Cornillet à *Leptobos*. En effet, l'âge villafranchien de la faune de Cornillet étant bien établi à l'aide des Cervidés et de *Gazella borbonica*, la présence d'un *Leptobos*, genre commun dans les faunes de cet âge, est très compatible avec le contexte faunique. Or, les spécimens de Cornillet sont très semblables tant par leur morphologie que par leur taille à ce que l'on connaît des *Leptobos* des faunes villafranchiennes de France. La détermination générique ainsi établie, à quelle espèce peut-on rapporter le Boviné de Cornillet ? Le choix se situe surtout entre trois solutions : *Leptobos elatus* du Villafranchien inférieur des Étouaires et de Villaroya, *L. stenometopon* du Villafranchien moyen de Saint-Vallier, *L. etruscus* du Villafranchien supérieur de Senèze et d'autres gisements. Les quelques restes de Cornillet ne fournissent pas d'éléments qui permettraient de trancher en faveur de l'une ou de l'autre espèce. Il semble que les dents inférieures de Cornillet soient plus évoluées que celles de *L. elatus* mais seule une étude comparative exhaustive des diverses espèces peut démontrer le bien-fondé de cette impression. Dans ces conditions, il est préférable de ne proposer pour le Boviné de Cornillet que la détermination générique *Leptobos* sp.

Remarques : L'aire de répartition des *Leptobos* n'a jamais fait l'objet d'une étude détaillée et critique. Ce qui est certain, c'est que ce genre, surtout bien connu par les espèces

d'Europe occidentale, s'étend largement vers l'est jusqu'en Géorgie au moins. Il est probable qu'il existe aussi dans les niveaux récents des Siwaliks de l'Inde. En Europe occidentale, les *Leptobos* (*L. elatus*) apparaissent dans la zone MN 16, existent dans la zone MN 17 (*L. stenometopon*) et disparaissent bien après la fin de cette zone (*L. etruscus*).

TABLEAU VI. — Mensurations des dents et ossements de *Leptobos* de Cornillet et comparaison avec *Leptobos stenometopon* de Saint-Vallier. Les mesures entre parenthèses sont soit incomplètes (cas des dents déjà usées), soit imprécises par suite du mauvais état des os.

LEPTOBOS		CORNILLET		SAINT-VALLIER		
		Corn.1	Corn.1	St.Val. 450		
M_3	Longueur	40,0		37,0		
	11	17,5		17,5		
	12	17,3				
	Hauteur	(38,5)				
M_2	Longueur	30,0		26,0		
	11	17,3				
	12	18,2		17,5		
	Hauteur	(37,0)				
M_1	Longueur	23,4		23,0		
	11	15,0				
	12	16,0		15,5		
	Hauteur	(24,0)				
P_4	Longueur	20,7		20,5		
	1	12,6		12,5		
	Hauteur	(22,5)				
P_3	Longueur	19,0		19,5		
	1	11,8		10,5		
	Hauteur	(19,0)				
				N	Min-Max	M
HUMERUS	DAP dist.	33,2		3	33,0 - 36,5	34,83
	DT dist.	(62,8)		3	66,5 - 74,0	70,16
RADIUS	Longueur	302,0	-	2	274,0 - 295,0	284,50
	DAP dist.	-	43,0	4	39,5 - 42,5	41,00
	DT dist.	-	73,0	4	67,5 - 73,5	70,62
	DAP dist.	(34,5)	-	3	34,0	34,00
	DT dist.	(70,0)	-	3	56,0 - 59,0	57,16
CALCANEUM	DAP prox.	59,0		13	54,5 - 63,0	57,50

Famille des Cervidae

Genre **CROIZETOCEROS**

C. ramosus (Croizet et Jobert, 1828)

Matériel : un métacarpe droit complet, Cornillet 3 ; deux moitiés distales de tibias gauches, Cornillet 3. Précédemment (Dubar *et al.*, 1978), deux molaires inférieures incomplètes de Cornillet 1 avaient été rapportées à cette espèce. Les nouveaux matériaux plus complets recueillis depuis 1978 à Cornillet montrent que ces deux dents incomplètes doivent être rapportées à « *Cervus* » *philisi*.

Description

(Pl. IV, 12 et 13)

Plusieurs caractères montrent clairement que le métacarpe appartient à un représentant de la famille des Cervidés. La face postérieure est en forme de gouttière fortement creusée sur les trois quarts proximaux. Sur la face antérieure le sillon médian est visible sur toute la longueur de la diaphyse. La face proximale répond aux caractères des Cervidés (cf. Heintz, 1970, fig. 26). Sur la face antérieure de l'articulation distale, les quilles-guides sont obtuses et peu proéminentes. Les dimensions du métacarpe concordent bien avec celles de *C. ramosus* de Saint-Vallier (cf. tabl. V).

Deux moitiés distales de tibia sont rapportées à *C. ramosus* surtout au vu de leurs dimensions (cf. tabl. V). Rappelons que la partie distale du tibia n'offre pas de bons critères pour distinguer un Cervidé d'un Bovidé. On peut seulement affirmer que la morphologie des deux tibias de Cornillet concorde avec celle des tibias de *C. ramosus*.

Remarques : La présence de *Croizetoceros ramosus* à Cornillet est bien démontrée par le métacarpe décrit plus haut et accessoirement par les deux moitiés distales de tibia. *C. ramosus* est un Cervidé de petite taille assez commun dans les faunes villafranchiennes et abondamment représenté dans les gisements de France. Sa répartition géographique couvre l'Europe et s'étend probablement plus loin vers l'est. Dans l'état actuel des connaissances, cette espèce apparaît en France dans la zone MN 16 (*C. ramosus ramosus* des Étouaires), existe dans la zone MN 17 (*C. ramosus medius* de Saint-Vallier) et persiste encore dans la faune de Senèze (*C. ramosus minor*) mais n'existe plus dans les faunes villafranchiennes de Peyrolles et Blassac-la-Girondie qui sont plus récentes que celles de Senèze. Les trois spécimens de Cornillet ne suffisent pas pour étayer une détermination subspécifique. On peut seulement dire qu'ils s'accordent bien avec la sous-espèce de Saint-Vallier, soit *C. ramosus medius*.

Genre « **CERVUS** » s.l.

« **C.** » **philisi** Schaub, 1941

Matériel : Cette espèce n'a encore jamais été signalée à Cornillet. Les nouvelles récoltes permettent de dresser la liste des spécimens suivants qui, sauf indication contraire, proviennent tous de Cornillet 1 : M^3-M^2 gauches, moyennement usées ; M_3 gauche, peu usée, Cornillet 3 ; M_3-P_4 droites, Cornillet 3 ; M_1 gauche, pas usée ; M_3 gauche, incomplète ; M_2 gauche, incomplète ; D_4 gauche, incomplète ; fragment de molaire inférieure ; humérus distal, droit ; ? humérus distal, gauche, incomplet ; radius droit ; radius gauche incomplet distalement ; métacarpe proximal, droit ; six os carpiens.

Description
(Pl. IV, 5 à 11)

En dehors de leurs caractères cervoïdes (indépendance relative des quatre cônes, présence de pli protoconal, forme trapézoïdale de la section transversale de la couronne, etc.), M^3 et M^2 se singularisent par leur cingulum surtout bien développé dans l'espace interlobaire de la face interne. Leur cingulum n'atteint cependant pas le développement si caractéristique de « *Cervus* » *pardinensis* (cf. Heintz, 1970, pl. XXV, fig. 1, 5, 6 et 7). Leur morphologie autant que leurs dimensions s'accordent bien avec « *C.* » *philisi* de Saint-Vallier (cf. tabl. VII).

La série jugale inférieure M_3-P_4 est surtout intéressante par la présence de la P_4 qui permet de trancher aisément entre l'appartenance à *C. ramosus* (Cervidé de petite taille) ou à « *C.* » *philisi* (Cervidé de moyenne taille). La P_4 de Cornillet possède un métaconide renflé, de section grossièrement carrée, indépendant de l'ensemble paraconide — parastylide ; la muraille interne reste donc ouverte ; en d'autres termes, la P_4 n'est pas molarisée. Cette disposition est identique à celle de « *C.* » *philisi* alors que les P_4 de *C. ramosus* sont toujours molarisées.

Les dimensions de toutes les dents jugales inférieures, mentionnées dans la liste du matériel, concordent mieux avec celles de « *C.* » *philisi valliensis* de Saint-Vallier (cf. tabl. VII) qu'avec celles de « *C.* » *philisi philisi* de Senèze qui sont statistiquement plus grandes.

Un fragment distal d'humérus droit assez bien conservé est de type cervidé ; ses dimensions concordent avec celles de « *C.* » *philisi* (cf. tabl. V). Un second fragment distal d'humérus droit est trop mal conservé pour fournir de bonnes mesures. Ses caractères semblent différer de ceux du précédent. Il n'est pas évident que ce spécimen appartienne à « *C.* » *philisi* : notre but est seulement de le citer pour mémoire.

Un radius quasi-complet, muni d'une partie du cubitus, présente des caractères de Cervidé : crête interne de la coulisse médiane longue et tranchante, forme de la partie interne de l'articulation distale, etc. Les dimensions de ce radius ainsi que celles d'un autre fragment proximal concordent avec celles de « *C.* » *philisi* (cf. tabl. V).

Un métacarpe gauche, quasi complet, présente des caractères cervoïdes très clairs

(cf. plus haut *C. ramosus*). Ses dimensions ainsi que celles d'un autre fragment proximal de métacarpe droit concordent avec celles de « *C.* » *philisi*.

Les six os carpiens concordent tant par leur morphologie que par leur taille avec « *C.* » *philisi*.

Remarques : « *Cervus* » *philisi* fait partie d'une lignée qui, en Europe occidentale, apparaît dans la zone MN 16 (« *Cervus* » *pardinensis* des Étouaires), se prolonge dans la zone MN 17 par « *Cervus* » *philisi valliensis* de Saint-Vallier et se poursuit au-delà par « *C.* » *philisi philisi* de Senèze puis « *Cervus* » *peroleusis* de Peyrolles. Les spécimens recueillis à Cornillet s'accordent mieux avec « *C.* » *philisi valliensis*.

Tableau VII. — Mensurations des dents de « *Cervus* » *philisi* de Cornillet et comparaison avec celles de « *Cervus* » *philisi valliensis* de Saint-Vallier.

"Cervus" philisi		CORNILLET			SAINT-VALLIER		
		Corn. 1	Corn. 3	Corn. 3	N	Min-Max	M
M^3	Longueur	17,5			26	15,5 - 19,0	16,96
	11	17,4			26	16,5 - 19,5	17,46
	12	16,2					
M^2	Longueur	18,2			31	16,0 - 19,5	17,27
	1 1	17,5			31	16,5 - 20,5	18,03
	1 2	16,3			-	-	-
M_3	Longueur	(22)	23,6	21,6	45	19,0 - 24,0	22,11
	1 1		11,5	10,6	44	9,5 - 12,0	10,89
	1 2	10,9	10,5	10,3	-	-	-
	H	(13)	(14,9)	-	12	15,5 - 17,5	16,62
M_2	Longueur	(16)		16,2	49	14,5 - 19,5	17,08
	1 1	-		11,3	48	10,0 - 12,5	11,34
	1 2	11,0		11,4			
M_1	Longueur	17,3		-	43	13,0 - 17,5	14,97
	1 1	9,5		10,0			
	1 2	11,2		11,9	40	9,0 - 11,0	10,32
	H	14,6		-	1	14,0	10,32
P_4	Longueur			12,8	43	11,5 - 15,0	13,34
	1			7,6	43	7,5 - 10,0	8,80
D_4	largeur 2	8,4					
	1 3	9,5			20	8,5 - 9,5	9,00

Genre **EUCLADOCEROS**

Eucladoceros senezensis (Depéret, 1910)

Matériel : Précédemment cette espèce n'était connue à Cornillet que par trois restes dentaires et un astragale. Avec les nouvelles récoltes on peut dresser la liste des spécimens suivants

(toutes les dents proviennent de Cornillet 1, les ossements de Cornillet 3) : M^3 gauche complète, non usée ; M^1 gauche incomplète, moyennement usée ; M^3 droite incomplète, non usée ; M^2 droite complète, à peine usée ; M^1 droite incomplète, moyennement usée ; P^4 droite incomplète, non usée ; P^2 droite incomplète, non usée — (d'après le degré d'usure, ces sept restes dentaires peuvent provenir d'un même individu) ; M^1 gauche, très usée ; P_2-M_3 gauches, très usées ; humérus droit, incomplet proximalement ; astragale gauche, complet ; calcanéum gauche, incomplet ; métatarse droit, incomplet distalement.

Description

(Pl. III, 4 ; pl. IV, 1 à 4)

La morphologie des dents jugales supérieures est conforme à la description d'*Eucladoceros senezensis* donnée par les auteurs antérieurs (Viret, 1954 : 120 et pl. 24 et 25 ; Heintz, 1970 : 198 et pl. XXX).

Sur les molaires de Cornillet le cingulum est inégalement développé. La colonnette interlobaire, forte en moyenne, est souvent aplatie en forme de lame qu'une gouttière subdivise en deux parties inégales, la partie postérieure l'emportant sur l'antérieure. Un pli protoconal existe sur toutes les molaires sauf sur la M^1 très usée ; il en va de même de l'éperon hypoconal. L'éperon protoconal est peu développé.

La morphologie des dents jugales inférieures est conforme à celle d'*E. senezensis* tant de Saint-Vallier (cf. Viret, 1954, pl. 24) que de Senèze (cf. Heintz, 1970, pl. XXXI). Toutes les molaires inférieures sont munies d'une colonnette interlobaire très faible. La M_3 n'a pas de colonnette entre les 2e et 3e lobes.

On n'observe aucune trace de pli *palaeomeryx*. L'émail est chagriné. La P_4 possède un métaconide volumineux mais la dent n'est pas molarisée. Paraconide et parastyle sont soudés en bloc tant sur la P_4, la P_3 que la P_2.

Les dimensions des dents supérieures et inférieures concordent bien avec celles d'*Eucladoceros senezensis* (cf. tabl. VIII). Elles ne permettent pas de rapporter ces dents de Cornillet à la sous-espèce *E. s. vireti* de Saint-Vallier plutôt qu'à *E. s. senezensis* de Senèze.

L'humérus, dont une partie de la tête articulaire proximale est détériorée, présente une articulation de type cervidé.

Le calcanéum, détérioré sur sa face interne, présente une coulisse du perforé conforme à celle des Cervidés ; il en va de même de la facette d'articulation avec la face externe-distale de l'astragale.

Le métatarse n'est conservé que sur 260 mm de long, la partie distale manque. La forme de la facette cubo-navicularienne postérieure et surtout l'absence de facette diarthrodiale dans le coin supéro-interne de la face postérieure indiquent clairement l'appartenance à un Cervidé.

Les dimensions et proportions des os des membres concordent avec celles d'*Eucladoceros senezensis* (cf. tabl. V) ; elles ne permettent pas d'aboutir à une détermination subspécifique.

Remarques : Le genre *Eucladoceros* a une vaste répartition géographique qui s'étend d'Europe à la Chine (Nihovan). En Europe occidentale il apparaît dans la zone MN 17

(*E. senezensis vireti* de Saint-Vallier) et persiste au-delà de cette zone à Senèze (*E. senezensis senezensis*) et à Peyrolles (*E. tetraceros*). Les spécimens de Cornillet coïncident avec *E. senezensis* ; ils sont insuffisants pour une détermination subspécifique.

TABLEAU VIII. — Mensurations des dents d'*Eucladoceros senezensis* de Cornillet et comparaison avec celles d'*Eucladoceros senezensis vireti* de Saint-Vallier.

Eucladoceros		CORNILLET			SAINT-VALLIER		
		Corn. 1	Corn. 1	Corn.1	N	Min-Max	M
M^3	Longueur	27,3		(26,8)	12	23,0 - 28,5	24,95
	1 1	26,1		-	11	22,0 - 26,0	24,09
	1 2	25,8		-			
	Hauteur	24,7		24,6	3	19,0 - 20,0	19,50
M^2	Longue ur			28,1	15	22,0 - 28,5	25,00
	1 1			25,6	15	23,0 - 27,0	24,93
	1 2			25,3			
	Hauteur			24,5	6	18,5 - 22,5	20,41
M^1	Longueur	25,0	22,0	25,2	20	19,0 - 26,5	23,47
	1 1	23,0	22,5		17	22,5 - 25,0	23,41
	1 2	-	22,9	24,0			
	Hauteur	(19,3)	(9,5)	(17,5)	7	19,5 - 21,0	20,50
P^4	Longueur			16,6	15	15,0 - 19,0	16,33
	Hauteur			23,0	4	18,0 - 19,0	18,25
P^2	Longueur			17,8	8	18,0 - 20,5	18,93
	Hauteur			21,2	1	19,0	-
M_3	Longueur	32,4			10	31,5 - 37,0	34,45
	1 1	14,8			9	14,5 - 16,5	15,77
	1 2	14,3					
M_2	Longueur	24,0			12	24,0 - 27,0	25,70
	1 1	15,5			12	14,5 - 17,0	16,08
	1 2	15,1					
M_1	Longueur	(20,8)			15	21,0 - 25,5	22,73
	1 1	12,9					
	1 2	14,4			13	14,0 - 16,0	14,84
P_4	Longueur	19,6			8	19,0 - 21,5	20,00
	1	12,3			8	12,0 - 14,0	12,93
P_3	Longueur	17,7			7	18,5 - 20,0	19,21
	1	-			7	10,5 - 12,5	11,57
P_2	Longueur	14,4			7	14,0 - 16,5	14,92
	1	7,3			7	8,0 - 10,0	8,92

IV. CONCLUSIONS

En réunissant les résultats obtenus précédemment (Dubar *et al.*, 1978) à ceux qui découlent de cette étude, on peut dresser pour Cornillet la liste faunique suivante :

Canidae :	*Nyctereutes megamastoides*
Hyaenidae :	*Pachycrocuta perrieri*
Rhinocerotidae :	*Dicerorhinus etruscus*
Equidae :	*Equus stenonis vireti* (dét. J. Prat)
Bovidae :	*Gazella borbonica*
	? *Gazellospira torticornis*
	Leptobos sp.
Cervidae :	*Croizetoceros ramosus*
	« *Cervus* » *philisi*
	Eucladoceros senezensis

Tous ces taxons existent dans la faune villafranchienne à Saint-Vallier, gisement représentatif de la zone MN 17. Au moins trois de ces taxons (« *C.* » *philisi*, *E. senezensis*, et *E. stenonis vireti*) n'existent pas dans la zone MN 16 dont Perrier-Étonaires fournit une faune représentative. Enfin, deux des taxons, *G. borbonica* et *E. stenonis vireti*, n'existent plus dans la zone MN 18 (Guérin, 1980) dont Senèze fournit une faune représentative. Ces constatations conduisent à placer la faune de Cornillet dans la zone MN 17 et à la considérer comme synchrone de celle de Saint-Vallier. Cette faune villafranchienne confère donc à la base de la série carbonatée de Cornillet un âge Pléistocène inférieur ou Pliocène supérieur (suivant l'acception ancienne ou nouvelle de la limite Plio-Pléistocène) que l'on peut estimer à 2,5 millions d'années.

L'environnement stratigraphique de ce niveau villafranchien est marqué par la succession de plusieurs ensembles lithologiques : il correspond à une évolution rapide des conditions de dépôts sur le piémont subalpin. La mise en place de puissantes couches de cailloutis mal roulés, dans une zone de sédimentation antérieurement calme, est le trait essentiel de ces transformations. D'autre part, les granulométrie et pétrographie indiquent, dans l'ensemble, des zones d'origine plus lointaine sur les massifs de bordure. La série caillouteuse supérieure, organisée en vaste glacis étalé, est significative de l'accroissement des phénomènes d'érosion dans l'arrière-pays et de sédimentation sur le piémont.

En Languedoc-Roussillon, des successions lithostratigraphiques similaires existent au toit de plusieurs bassins côtiers néogènes :

— en Costière du Gard, la série caillouteuse complexe de Surville (S. I, S. II et S. III) surmonte un soubassement lagunaire dont la partie supérieure a livré une microfaune au Mas Soulet (sous-zone de Sète, zone MN 15 (Barrière, 1973) ;

— dans la région de Montpellier, les glacis de la Mosson et de Vendargues sont sus-jacents à des formations lagunaires, rapportées par les rongeurs dans la sous-zone d'Hautimagne, zone MN 14 (Barrière et Michaux, 1970 ; Ballesio, 1972) ;

Tableau IX. — Chronologie des formations plio-villafranchiennes de la région de Puimoisson-Ségriès-Moustiers et essai de corrélations avec le Languedoc établies sur des critères biostratigraphiques (grands mammifères et rongeurs).

Chronologie	Séries	PLEISTOCENE	PLIOCENE				
	Age M.A.	1,8	3,8				
Paléontologie	Grands Mammifères	Senèze	Saint-Vallier	Etouaires	Perpignan		
	Zones MN	18	17	16	15		
	Zones à rongeurs		Saint-Vallier	Rebielice	Seynes	Sète	Hautimagne
Paléogéographie de la région de Moustiers-Ségriès	Lac de Puimoisson						
	Epandages caillouteux						Première phase — Deuxième phase
	Formations carbonatées						
	Glacis du Languedoc	Surville I_Surville II_Surville III Mosson					

— entre les vallées de l'Hérault et de l'Orb, un grand glacis (Corneilhan), qui repose sur des sables et graviers pliocènes, est fossilisé par des basaltes de Valros (1,6 MA).

Dans ces séries, l'imprécision stratigraphique majeure réside dans la valeur de la lacune de sédimentation existant entre le substrat d'âge global pliocène moyen et les caillouts eux-mêmes. La formation de ces derniers semble, en Languedoc, s'étaler sur une période correspondant à toute la zone MN 16 (tabl. IX).

En Languedoc, l'établissement du système de glacis de piémont est nettement postérieur aux modifications climatiques qui ont conduit à l'élimination des Taxodiacées dans la première moitié du Pliocène (partie supérieure de la zone d'Hautimagne ; Suc, 1980).

Dans le bassin de Riez-Valensole, les références palynologiques manquent. Pour le moment, la faune de grands Mammifères de Cornillet ne comprend que dix taxons contre vingt-six, au moins, à Saint-Vallier. Néanmoins, la plupart des Mammifères déjà identifiés font partie du cortège faunique (*Equus*, Bovidés, et surtout Cervidés), qui par son abondance en nombre d'individus, caractérise les faunes villafranchiennes de type Saint-Vallier. Au développement d'une telle faune, qui dans le bassin de Riez-Valensole fait suite à une faune pliocène de caractère plus chaud, correspond une évolution climatique, marquée surtout par un refroidissement et un plus fort degré d'humidité.

OUVRAGES CONSULTÉS

Ballesio, R., 1972. — Étude stratigraphique du Pliocène rhodanien. *Doc. Lab. Géol. Fac. Sci. Lyon*, **53** : 333 p., 4 pl. h.-t.

Ballesio, R., C. Guérin, H. Meon-Vilain, R. Miguet et G. Demarcq, 1973. — Observations et propositions biostratigraphiques sur la limite Pliocène-Quaternaire. *In* : International colloquium on the problem « The boundary between Neogene and Quaternary ». INQUA subcommission Collection of papers, Moscou, p. 44-75.

Barrière, J., 1973. — Études sur le Plio-Villafranchien dans la région méditerranéenne. *In* : Le Quaternaire, travaux français récents. INQUA, p. 15-23.

Barrière, J., et J. Michaux, 1970. — La formation détritique de la Mosson (Montpellier) et son paléosol. *Bull. Ass. fr. Étude Quat.*, Paris, **23-24** : 93-103.

Bonifay, M. F., 1980. — Apport stratigraphique de la grande faune : différenciation géographique et chronologie. *In* : Problèmes de stratigraphie quaternaire en France et dans les pays limitrophes, suppl., *Bull. Ass. fr. Étude Quat.*, Dijon, n° sp. 1 : 345-347.

Bourdier, F., 1958. — Le bassin du Rhône au Quaternaire ; Géologie et Préhistoire. Thèse Sci., Paris, 2 vol. : 365 p., 297 fig.

Clauzon, G., 1975. — Sur l'âge villafranchien du chevauchement subalpin au droit de Puimoisson (Alpes de Haute-Provence). *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, D, **280** : 2433-2436.

De Giuli, C., et E. Heintz, 1974. — *Gazella borbonica* (Bovidae, Artiodactyla, Mammalia), nouvel élément de la faune Villafranchienne de Montopoli, Valdarno inférieur, Pisa, Italia. *Atti Soc. tosc. Sci. nat. Memorie*, Pisa, sér. A, **81** : 227-237, 3 tabl.

Delpech, F., et E. Heintz, 1976. — Les Artiodactyles : Bovidés. *In* : La Préhistoire Française. T. I, Les civilisations paléolithiques et mésolithiques de la France. Éd. CNRS, Paris, p. 386-394, 3 tabl.

Delpech, F., et E. Heintz, 1976. — Les Artiodactyles : Cervidés. *In* : La Préhistoire Française. T. I, Les civilisations paléolithiques et mésolithiques de la France. Éd. CNRS, Paris, p. 395-404, 4 tabl.

DEPÉRET, Ch., 1884. — Nouvelles études sur les Ruminants pliocènes et quaternaires d'Auvergne. *Bull. Soc. géol. Fr.*, Paris, sér. 3, **12** (1883-1884) : 247-284, pl. V-VIII.

DUBAR, M., 1969. — Le Quaternaire du plateau de Valensole ; étude préliminaire de la région de Puimoisson (Basses-Alpes). *Bull. Ass. fr. Étude Quat.*, Paris, n° 4, : 269-273.

— 1972. — Stratigraphie des formations plio-pléistocènes de la région de Puimoisson-Saint-Jurs-Ségriès (A.H.P.). *Bull. Ass. fr. Étude Quat.*, Paris, n° 3, : 185-194.

DUBAR, M., C. GUÉRIN, et E. HEINTZ, 1978. — Les nouveaux gisements villafranchiens du ravin de Cornillet (Moustiers Ste-Marie, Alpes de Haute-Provence, France) et leur contexte géologique. *Géobios*, Lyon, **11** (fasc. 3) : 367-381.

GIGOUT, M., 1969. — Sur le Quaternaire du plateau de Valensole (Basses-Alpes). *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, D, **268** : 2167-2169.

GUÉRIN, C., 1980. — Les Rhinocéros (Mammalia, Perissodactyla) du Miocène terminal au Pléistocène supérieur en Europe Occidentale. Comparaisons avec les espèces actuelles. *Doc. Lab. Géol. Fac. Sci., Lyon*, **79** (1, 2, 3).

GUÉRIN, C., P. MEIN et G. TRUC, 1970. — Nouveaux mammifères et mollusques continentaux d'âge pliocène terminal au toit du plateau de Valensole. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, D, **271** : 2094-2097.

GUILLEMOT, J., et G. UNALAN, 1970. — Précisions sur l'âge Pliocène terminal des couches de Puimoisson (plateau de Valensole, Alpes de Haute-Provence) à l'aide de faunes continentales nouvelles. *C. r. heb . Séanc. Acad. Sci., Paris*, D, **271** : 2084-2086.

HEINTZ, É., 1969. — Signification stratigraphique du genre *Gazella* (Bovidae, Artiodactyla, Mammalia) dans les formations villafranchiennes de France. *C. R. somm. Séanc. Soc. géol. Fr.*, Paris, fasc. 4 : 127-128, 1 tabl.

— 1970. — Les Cervidés villafranchiens de France et d'Espagne. *Mém. Mus. natn. Hist. nat.*, n.s., C, **22** : 1-303, 40 pl. ; 1-206, 319 fig., 131 tabl.

HEINTZ, É., C. GUÉRIN, R. MARTIN, et F. PRAT, 1974. — Principaux gisements villafranchiens de France : listes fauniques et biostratigraphie. Ve Congr. Néogène méditerranéen, Lyon, 1971, *Mém. B.R.G.M.*, Paris, n° 78 (1) : 169-182, 1 tabl.

LEINDERS, J., et J. MICHAUX, 1969. — Complément à la connaissance de la faune de Mammifères du Pliocène du Roussillon. Précisions sur l'extension chronologique du genre *Canis* en Europe. *C. R. somm. Séanc. Soc. géol. Fr.*, Paris, fasc. 8 : 322-323, 2 tabl.

MERCIER, H., 1978. — Le Néogène et le Pléistocène inférieur durancien. Thèse, Sci., Marseille. **1** : 398 p., 76 fig. ; **2** : pl. h.-t.

MICHAUX, J., 1980. — Rapport Languedoc-Roussillon (Stratigraphie). *In* : Problèmes de stratigraphie quaternaire en France et dans les pays limitrophes. *Suppl. Bull. Ass. fr. Étude Quat.*, Dijon, n° 1 : 314-316.

PRAT, F., 1980. — Les équidés villafranchiens en France : genre *Equus*. *Cah. Quat.*, Éds. du CNRS, Paris, n° 2 : 290 p.

SUC, J. P., 1980. — Contribution à la connaissance du Pliocène et du Pléistocène inférieur des régions méditerranéennes d'Europe occidentale par l'analyse palynologique des dépôts du Languedoc-Roussillon (Sud de la France) et de la Catalogne (Nord-Est de l'Espagne). Thèse Sci., Montpellier, **1** : 198 p. ; **2** : 64 fig., 24 diagr., 14 tabl., 5 pl. h.-t.

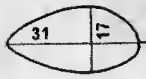
VIRET, J., 1954. — Le loess à bancs durcis de Saint-Vallier (Drôme) et sa faune de mammifères Villafranchiens. *Nouv. Archs Mus. Hist. nat. Lyon*, n° 4 : 200 p., 43 fig., 33 pl.

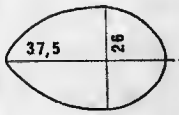
PLANCHE I

Gazella borbonica Depéret

1. — Massacre d'un individu mâle : a, vue frontale ; b, vue latérale gauche. Cornillet 4. × 0,5.
2. — P^3-M^2 supérieures droites. M^3 n'est représentée sur cette photo que par son lobe antérieur. Cornillet 4. × 0,8.
3. — D^4-M^1 supérieures gauches : a, vue externe ; b, vue occluso-interne. D^3 n'est représentée que par son lobe postérieur. Cornillet 3. × 0,8.
4. — Mandibule droite portant D_2, D_3, lobe postérieur de D_4, M_1 et M_2. Cornillet 3. × 0,8.

1a





1b

2

3a

4

3b

PLANCHE I

PLANCHE II

Gazella borbonica Depéret

1. — Vue antérieure d'une moitié distale d'humérus gauche. × 0,8.
2. — Face antérieure d'un radius gauche. × 0,8.
3. — Métacarpe gauche : a, face antérieure ; b, face postérieure. × 0,8.
4. — Vue antérieure de la région distale d'un métacarpe. × 0,8.
5. — Face externe d'une phalange I antérieure. × 0,8.
6. — Métatarse gauche : a, face antérieure ; b, face postérieure. × 0,8.
7. — Face antérieure d'un astragale gauche. × 0,8.
8. — Face externe d'une phalange I postérieure. × 0,8.

Tous ces spécimens proviennent de Cornillet 4.

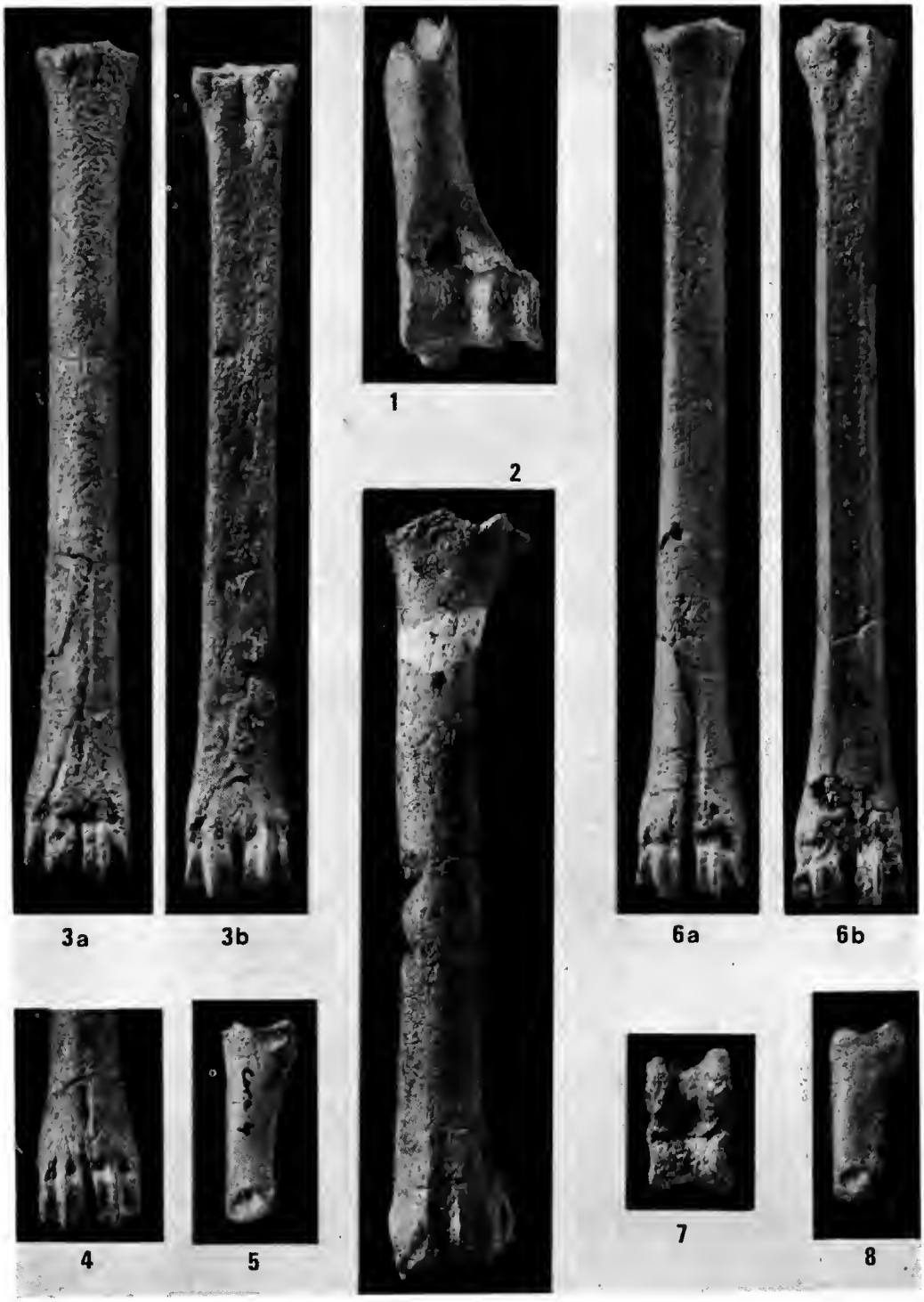


PLANCHE II

PLANCHE III

1. — *Gazella borbonica* Depéret. M_3 inférieure gauche : a, face externe ; b, face interne. Cornillet 3. × 1,6.
2. — *Gazella borbonica* Depéret. Fragment de cheville d'une femelle. Cornillet 3. × 0,8.
3. — ? *Gazellospira torticornis* (Aymard). Face antérieure d'un fragment distal de métacarpe. Cornillet 3 × 0,8.
4. — *Eucladoceros senezensis* (Depéret). Face externe d'un calcanéum gauche. Cornillet 3. × 0,4.
5. — *Leptobos* sp. Mandibule droite portant P_3-M_3 : a, vue externe ; b, vue interne. Cornillet 1. × 0,4.

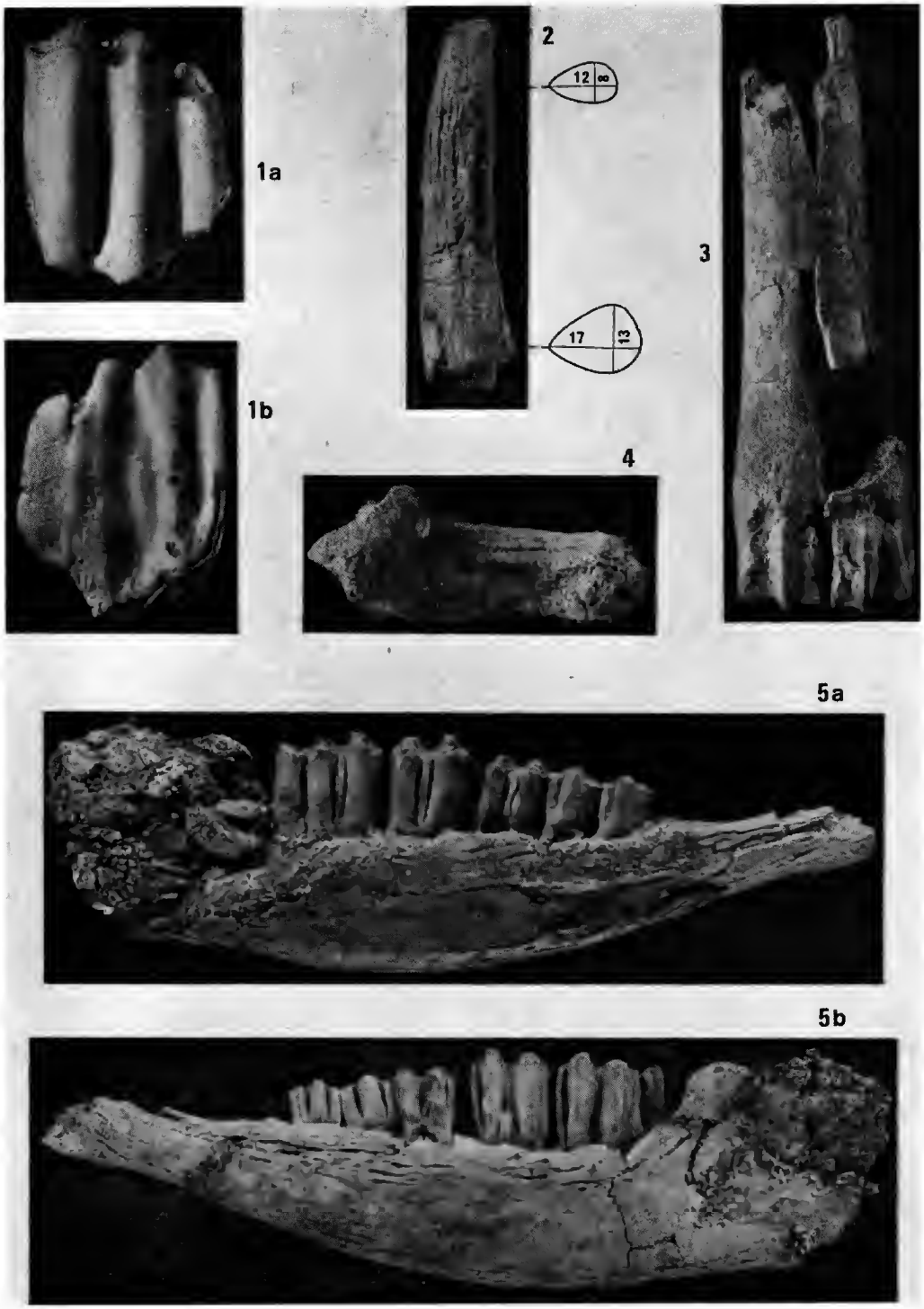


PLANCHE III

PLANCHE IV

Eucladoceros senezensis (Depéret)

1. — Vue occlusale d'une série P_2-M_3. Ces dents, toutes très usées sauf P_2, ont été trouvées au même endroit mais non en connexion. Cornillet 1. × 0,8.
2. — Vue occluso-interne d'une M^3 supérieure gauche, non usée. Cornillet 1. × 0,8.
3. — Vue occluso-interne d'une M^2 supérieure droite, à peine usée. Cornillet 1. × 0,8.
4. — Face antérieure d'un astragale gauche. Cornillet 3. × 0,4.

« *Cervus* » *philisi* Schaub

5. — Vue antérieure d'un fragment distal d'humérus droit. Cornillet 1. × 0,4.
6. — Vue occluso-interne d'une M^3 gauche. Cornillet 1. × 0,8.
7. — Vue occluso-interne d'une M^2 gauche. Cornillet 1. × 0,8. Les spécimens des figures 6 et 7 appartiennent très probablement au même individu.
8. — Vue occlusale d'une série P_4-M_3. Cornillet 3. × 0,8.
9. — Vue externe d'une M_3 gauche, peu usée. Cornillet 3. × 0,8.
10. — Face antérieure d'un radius droit. Cornillet 1. × 0,4.
11. — Métacarpe gauche : a, face antérieure ; b, face postérieure. Cornillet 1. × 0,4.

Croizeloceros ramosus (Croizet et Jobert)

12. — Métacarpe droit : a, face antérieure ; b, face postérieure. Cornillet 3. × 0,4.
13. — Face antérieure d'un tibia gauche incomplet. Cornillet 3. × 0,4.

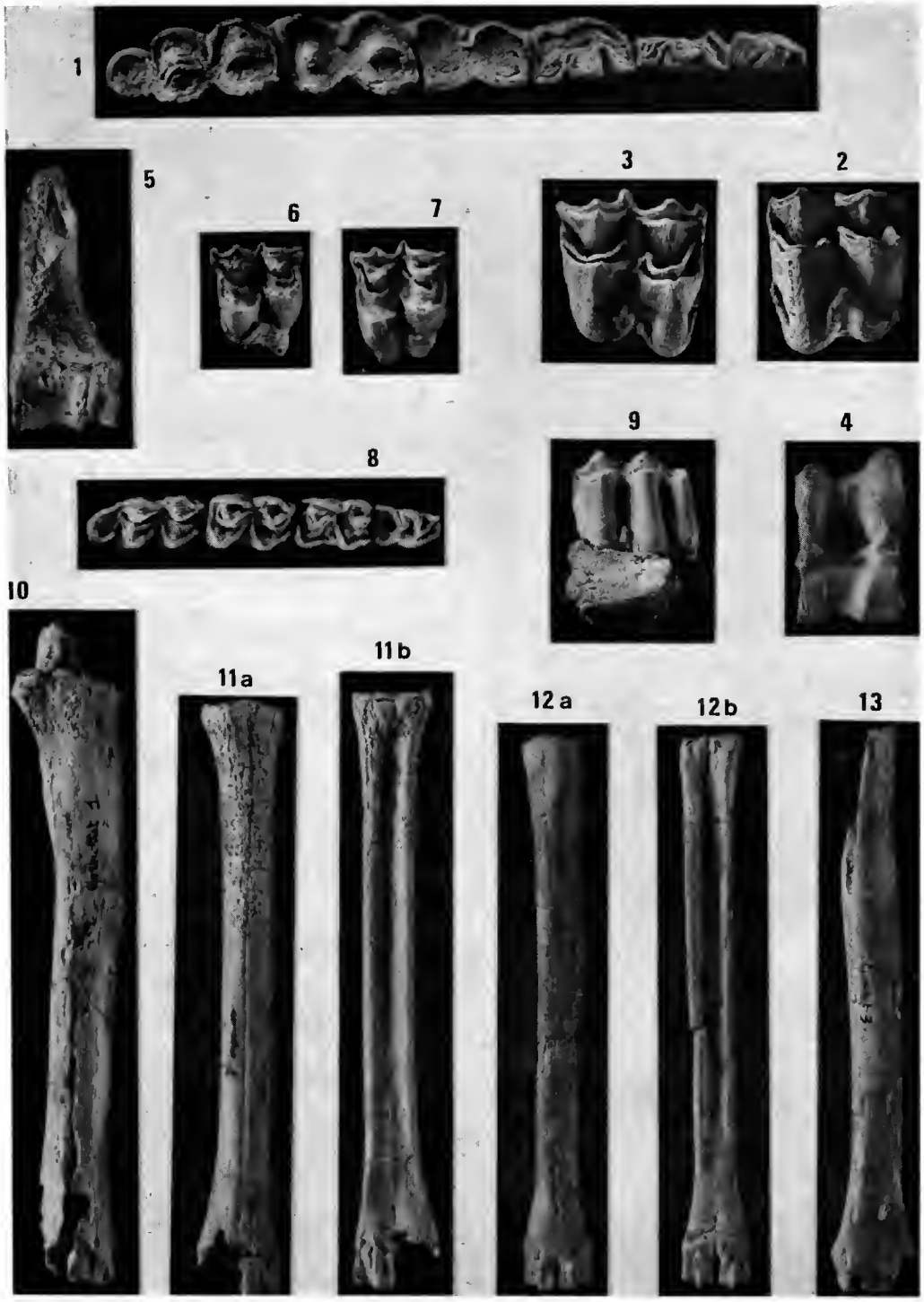


PLANCHE IV

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **3**, 1981,
section C, nº 4 : 399-427.

Figurations sédimentaires et traces d'activité au sol dans le Trias de la formation d'Argana et de l'Ourika (Maroc)

par Pierre Eymard Biron et Jean-Michel Dutuit

Résumé. — Les types principaux de traces d'activité animale au sol et quelques images sédimentaires de surface, découvertes sur le Trias atlasique marocain, sont recensés ici. Certains témoignent d'une vie continentale. D'autres posent le problème d'incursions marines, même brèves, au cours du dépôt des couches rouges.

Abstract. — The main types of animal lebenspuren and a few sedimentary patterns discovered in the Moroccan Atlasic Triassic are briefly described. Some indicate a continental life. Others set the problem of short marine incursions during red bed deposition.

P. E. Biron : *Institut Dolomieu, rue Maurice Gignoux, 38031 Grenoble Cedex.*
J.-M. Dutuit : *Institut de Paléontologie, 8, rue de Buffon, 75005 Paris.*

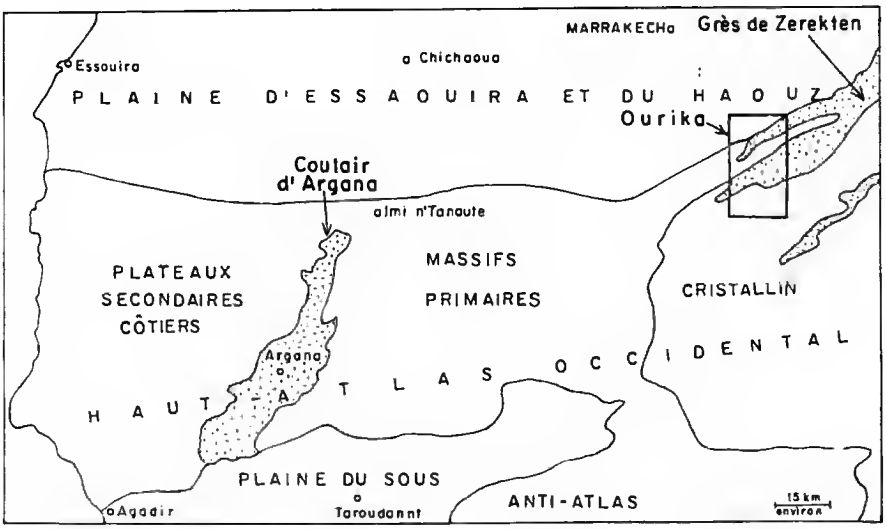
Préliminaires

Des empreintes d'origine animale ou énigmatique ont été découvertes depuis 1962 par J.-M. Dutuit (1976) dans le couloir d'Argana, à proximité des gisements de Vertébrés ; et plus récemment (1980-1981) par P. E. Biron (1981) dans le cadre d'un travail de sédimentologie.

Couloir d'Argana (carte nº 1) : Les empreintes décrites proviennent du niveau t_5 (Tixeront, 1973). La situation géographique précise de ces dalles éboulées, recueillies au cours de prospections à visée ostéologique, n'a pas été notée chaque fois. Le principal site de référence a la particularité de s'intégrer à une succession remarquable de niveaux fossilifères : celles du gisement XI (Carte IGN Imi N'Tanoute, x = 161,8, y = 456,9).

Ourika : Trois gisements d'empreintes de pas fossiles ont été découverts dans le « Permo-Trias » de la vallée de l'Ourika : 1) à l'est d'Aghbalou (x = 279,5, y = 81,6, z = 1 500 m) ; 2) au nord-est d'Anammer (x = 284,8, y = 78,5, z = 1 650 m) ; 3) au nord-ouest du pied du Yagour (x = 286, y = 86, z = 2 000 m). Ces trois gisements se situent au même niveau stratigraphique, à la base d'une épaisse barre de grès, les « Grès de l'Oukaïmeden » datés du Trias supérieur par des pollens (Cousmine, H., 1974 ; voir aussi Mattis, A. F., 1978). Ici encore, les empreintes ont été trouvées en éboulis. Les niveaux porteurs ont été localisés ; en ce qui concerne le troisième gisement, les traces ont été vues en sous-face de banc, à la jumelle, 20 m au-dessus des éboulis.

Dans les deux groupes d'affleurements il existe, en plus des empreintes de Vertébrés : des témoins de phénomènes non organiques ; des traces attribuables à des Invertébrés.



Carte sommaire du Haut-Atlas occidental mettant en place les affleurements permo-triasiques d'Argana et de l'Ourika.

Le décapage naturel de nombreuses dalles montre la superposition, à l'échelle millimétrique, de plusieurs niveaux à empreintes ou terriers. Les conditions favorables à l'enregistrement de ces témoins d'activité organique ou naturelle n'étaient donc pas exceptionnelles.

Sans apporter la richesse d'information des fossiles eux-mêmes, ces modelages de surface d'origines diverses permettent une approche complémentaire du terrain. Les enseignements paléoécologiques et stratigraphiques n'en sont pas négligeables. Une comparaison avec des empreintes similaires d'autres territoires contemporains peut s'avérer utile un jour. C'est dans cet esprit que nous figurerons ci-après des traces énigmatiques sans grand intérêt immédiat.

La description sera ordonnée en trois parties : modelages de surfaces d'origine probablement non organique, traces attribuables à des Invertébrés, traces de Vertébrés.

I. MODELAGES DE SURFACES D'ORIGINE PRÉSUMÉE INORGANIQUE

On trouve ces modelages soit isolés, soit associés aux empreintes (Vertébrés ou Invertébrés), aussi bien dans le couloir d'Argana que dans l'Ourika.

L'énumération suivante est loin d'être exhaustive (voir pour complément Biron, P. E., 1982) :

Fentes de dessication : Elles figurent sur de nombreuses dalles.

Ripple-marks : Elles sont fréquentes sur les dalles gréseuses, les autres types d'empreintes se surimposant communément sur ces surfaces modelées par l'eau. Il en est ainsi pour beaucoup d'empreintes de Vertébrés, dont l'habitat était proche de grandes étendues d'eau.

Traces d'écoulements d'eau, flute casts, croissants de plage, etc. : Leur identification n'est pas toujours sans incertitude. L'une de ces traces, modelée dans un sédiment fin du Trias d'Argana, mime un réseau hydrographique en miniature (pl. I A), mais pourrait être autre chose. Une autre empreinte, supposée être un négatif, et provenant de la formation d'Argana, est figurée planche I B. Nous la rattachons aux traces d'écoulement d'eau, faute d'autre hypothèse. Mais le manque d'organisation des éléments de cette figuration sédimentaire, le décrochement brutal de sa surface par rapport à celle de la dalle support, en laissent douter. Il pourrait s'agir aussi d'un positif, un bourrelet de boue consolidé, sans que l'on puisse l'attribuer à un phénomène causal précis.

Gouttes de pluie : Une seule dalle, provenant du couloir d'Argana, est sans aucun doute porteuse de traces de gouttes de pluie, sur fond de ripple-marks (pl. III B). D'autres dalles portent de petites dépressions circulaires, en relief positif ou négatif (pl. I J). L'examen à la loupe montre qu'il s'agit en fait, non pas de cupules laissées par l'impact de gouttes de pluie (en forme de verres de montre), mais de troncs de cylindres érodés. En coupe, on les voit se poursuivre sur 1 à 2 mm d'épaisseur. Il s'agit du remplissage d'extrémités de terriers.

II. TRACES D'INVERTÉBRÉS

Les témoins les plus abondants sont des moulages de terriers de vers polychètes ou des déblais de creusement de ces terriers. Des empreintes de Vertébrés s'y surimposent fréquemment. On peut noter l'existence des formes suivantes.

Scoyenia (pl. I D, *sc*)

Plusieurs hypothèses ont été formulées quant à la nature de ces traces, connues en Europe (Fliche, P., 1905 ; Potonié, H., 1893 ; Zeiller, R., 1894) et aux USA (White, D., 1929).

Pour Fliche, qui reprit des spécimens déjà décrits par Zeiller, il s'agissait d'éponges ; pour White, plutôt de vers. Elles ont été répertoriées dans le traité de Moore, R. C. (1975). W. Häntzschel y donne l'identification actuellement la plus vraisemblable : celle du moulage de terriers de vers polychètes.

Linéaires ou courbes, s'entrecroisant souvent, la largeur de ces terriers varie entre 4 et 8 mm. Leurs parois présentent des sculptures rappelant un tressage de cordes. Ces terriers sont observés tant dans la formation d'Argana que dans le Trias de l'Ourika. Il faut leur rattacher des sections circulaires, éparses parmi les figurations horizontales (pl. II D). On ne décèle en coupe aucun remplissage de terriers verticaux.

Pour W. Häntzschel (1975), les faciès à *Scoyenia* seraient continentaux (grès et argiles « Red beds ».)

La forme marocaine sera rattachée à l'espèce *Scoyenia gracilis* (White, 1929) de l'Arizona.

Il existe encore sur la dalle figurée planche 1 D des vermiculations plus ou moins fusiformes, courtes et peu épaisses (*loc* sur la photographie), sur la nature desquelles il est difficile de se prononcer. La seule ressemblance que l'on puisse évoquer est avec *Lockeia* U. P. James, 1879, recensé par Häntzschel (*in* Moore, 1975, W 79 et fig. 48 b du même ouvrage).

Autre type d'Annélide : Un type voisin de *Scoyenia* est fréquent dans le Trias d'Argana et de l'Ourika, souvent associé à des empreintes de Vertébrés (pl. II D). Ces moulages naturels sont plus courts et plus étroits que *Scoyenia*, sans ornementation. Groupés par bouquets plus ou moins radiés, ils rappellent *Chondrites* von Sternberg, tel qu'il est répertorié par W. Häntzschel (1975), et sont interprétés comme des déjections d'un animal limnivore.

Terriers en U : Ils sont fréquents dans la formation d'Argana et dans l'Ourika.

Arthropodes (?)

Une plaque gréseuse (pl. 1 E), recueillie à Zaouït, dans le couloir d'Argana, porte une succession de couples ou de triplets d'empreintes organisée sans symétrie par rapport à un axe. Elles évoquent celles qu'auraient pu laisser des appendices d'Invertébrés, tel *Beaconichnus* (Häntzschel, 1975, W 44, la). Pour cet auteur, *Beaconichnus* serait une piste de Trilobite ou d'Eurypteride. Une telle attribution n'aurait guère de sens pour la piste décrite ici puisque l'extinction de ces deux groupes eut lieu vraisemblablement au tout début du Trias, alors que tout le contexte faunistique place dans le Trias supérieur les couches marocaines qui nous intéressent.

Dans la partie 2 de la plaque, il existe une autre succession d'empreintes, moins évidente mais grossièrement parallèle à la première. Aucun argument ne permet de dire s'il s'agit de deux pistes distinctes ou de deux séries d'empreintes hétérolatérales d'un même animal.

La plaque est, en outre, parsemée de stries, le plus souvent courtes (moins d'un centimètre), que l'on peut interpréter comme des traces de griffes. Une strie (notée *x* sur la photographie), localisée dans la partie 2 de la plaque, est un peu plus large que les autres, circonscrite par un bourrelet étroit, et se termine sur la droite par une encoche plus profonde qui donne l'impression d'être un trou d'enfoncement de griffe. L'une des stries (notée *y* sur la photographie) mesure 5 cm.

Lorsqu'elles sont nettes, les empreintes circulaires présentent un bourrelet périphérique d'enfoncement, un bourrelet central de succion, deux traces d'enfoncements de griffes.

On remarque dans les deux tiers supérieurs de la plaque une trace de reptation (*z*), recoupant les deux alignements d'empreintes dont elle paraît indépendante. On n'entrevoit pour elle aucune attribution précise.

La nature arthropodienne des empreintes est l'hypothèse la plus vraisemblable. Dans le cadre de la parataxonomie ichnologique, nous les nommerons *Arthrichnus atlensis* nov. gen., nov. sp.

Diagnose : Piste faite d'empreintes organisées en triplets dont les axes font environ 45° avec celui de la piste. Chaque empreinte est ovalaire, cernée par un bourrelet, montrant deux traces d'enfoncements de griffes à sa périphérie. Chaque empreinte mesure environ 1 cm.

Provenance : Zaouït, coordonnées 159/456, feuille Imi N'Tanoute, IGN.

III. EMPREINTES ÉNIGMATIQUES

1. La première (pl. III A) évoque *Umfolozia* (Savage, 1971), répertoriée dans Häntzschel, 1975 (W 119). Cette identification ne résiste pas à l'examen de détail. Il s'agit, en relief inversé, de deux alignements parallèles de petites dépressions, alignements distants d'environ 1 cm. La piste présente deux courbures. Le nombre de dépressions est le même pour les deux alignements. Il paraît aléatoire de rechercher sur une photographie de terrain une périodicité dans la succession des traces.

2. La deuxième empreinte (pl. III G) évoque celle d'un Myriapode ou d'un animal vermiforme à nombreux appendices, mais elle n'a pas sa symétrique dans une autre empreinte parallèle. Elle est seulement bordée d'un sillon. Notons que l'on a attribué à certains Eurypterides un type d'empreinte comparable, mais double (Richter, R., 1954).

3. L'empreinte figurée planche I C sera qualifiée de « limuloïde ». Ce n'est là que souligner sa ressemblance avec la face ventrale des premiers segments des appendices ambulatoires d'une Limule actuelle (pl. I C').

4. Pour l'empreinte figurée planche I F, on imagine des traces de griffes sur un fond aquatique. Pour ce qui est figuré en I G on peut envisager également le marquage d'un fond par un végétal ligneux sous l'effet des courants d'eau.

5. Enfin, une empreinte en étoile (pl. III F) sera rapportée à *Asterichnus* (Bandel, 1967) (Häntzschel, W., 1975) dont elle a les caractères métriques et morphologiques. *Asterichnus* n'est rapportée à aucun organisme de position systématique connu. J.-C. Gall (*comm. orale*) penserait plutôt à une empreinte de ver. Le fait est que l'image des couronnes de tentacules de certains Polychètes sédentaires actuels tels que les Spirographes vient à l'esprit.

IV. TRACES DE VERTÉBRÉS

Les empreintes de gros Vertébrés prédominent dans la collection provenant de la formation d'Argana. N'y sont représentés que quelques traces de petits Reptiles ou Amphibiens. Au stade actuel de la recherche, la collection de l'Ourika est sensiblement différente par sa composition. Les petits Vertébrés y sont relativement abondants. Une prospection plus attentive des surfaces ou dalles gréseuses est souhaitable dans le couloir d'Argana.

Dans les deux collections, aucune succession d'empreintes n'est suffisamment longue et bien conservée pour que l'on puisse parler de piste étudiable. Or, les empreintes isolées ne livrent que des renseignements objectifs restreints. Il manque alors de nombreux paramètres susceptibles de caractériser l'animal auteur de chaque empreinte : dimorphisme éventuel des empreintes antérieure et postérieure, métrique du couple, angles des axes des empreintes et du couple par rapport à celui de la piste, etc. C'est avec ces données

qu'il est possible de calculer la répartition de la masse corporelle sur les trains avant et arrière, la démarche de l'animal, etc.

Malgré ces réserves, nous n'hésiterons pas à donner des noms aux témoins ichnologiques décrits, dans le cadre de la taxonomie ichnologique, avec l'intention de faciliter l'utilisation ultérieure de ces témoins. Faute de critères objectifs, les synonymies sont plus difficiles à éviter mais de moindre conséquence qu'en ostéologie.

Empreintes tridactyles

1. Couloir d'Argana

L'observation de ces empreintes met en évidence un certain polymorphisme (pl. II, A, B, C, E, J, fig. 1). Mais, étant donné la nature du matériel (modifications locales d'un substrat aux qualités physiques variables), il serait déraisonnable d'y distinguer des types tranchés.

La longueur totale du pied varie entre 25 et 40 cm, sa largeur entre 15 et 25 cm. Les angles interdigitaux varient entre 20° et 40°. L'axe de la sole plantaire est tantôt confondu avec celui du doigt médian (ARG. 1011, pl. II E), tantôt avec celui d'un doigt latéral (ARG. 1001 et 1019, pl. II A et J), variations peut-être dues uniquement aux conditions de la marche.

Sur les empreintes les plus nettes (ARG. 1011, pl. II E), existent des traces de coussinets d'appui : trois coussinets sous le doigt médian, deux sous les deux autres, un gros coussinet au talon et des coussinets secondaires à la base des premières phalanges. Des indices de griffes sont visibles sur plusieurs de ces empreintes.

Devant ARG. 1001 (fig. 1 B), s'observe une petite empreinte dont le dessin est comparable à celui de la grande. Il peut s'agir de l'empreinte du membre antérieur ou de celle d'un individu plus petit.

Sur ARG. 1019 (pl. II J), où l'appui talonnier est bien marqué, il faut noter l'existence d'une trace de doigt vestigial. Le talon est plus étroit que sur l'empreinte 1011 (pl. II E) ; par contre, la partie antérieure de l'empreinte est plus étalée. Une plasticité plus grande du terrain sur lequel se déplaçait l'auteur de ARG. 1019 pourrait expliquer les différences constatées entre cette empreinte et ARG 1011, à l'exception peut-être de l'addition d'un doigt vestigial sur 1019. Encore qu'un enfoncement plus grand de la patte pourrait en rendre compte.

Ces types voisins seront regroupés sous le nom de *Tridactylus machouensis* nov. gen., nov. sp., leur lieu-type étant la butte surplombant le gisement ostéologique XI, près du Tizi N'Machou (x = 161,8, y = 456,9). Le niveau est la base du t_5 (nomenclature stratigraphique de Tixeront, 1973).

Un tel type d'empreinte pourrait correspondre au squelette et à la statique d'un Prosauropode ou d'un Théropode.

L'empreinte ARG. 1006 (pl. II D) doit être présentée un peu à part et aucun nom ne lui sera attribué. Ses caractères sont les suivants : longueur, 18 cm ; contours ovalaires ; doigts courts ; sole plantaire importante par rapport aux doigts. L'existence d'un quatrième doigt est envisageable dans la mesure où la même dalle porte une deuxième empreinte

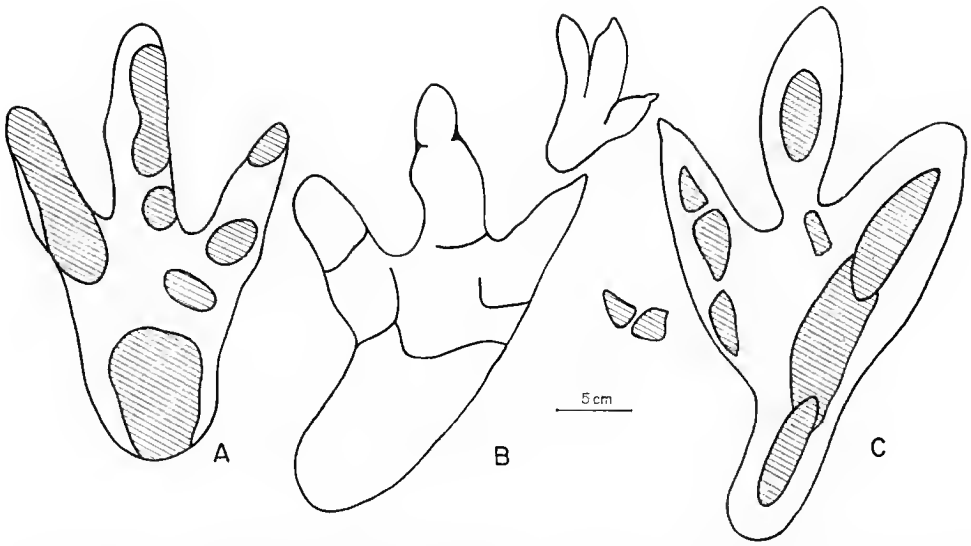


Fig. 1. — Empreintes tridactyles du couloir d'Argana. *Tridactylus machouensis*. A, B, C : trois variantes.

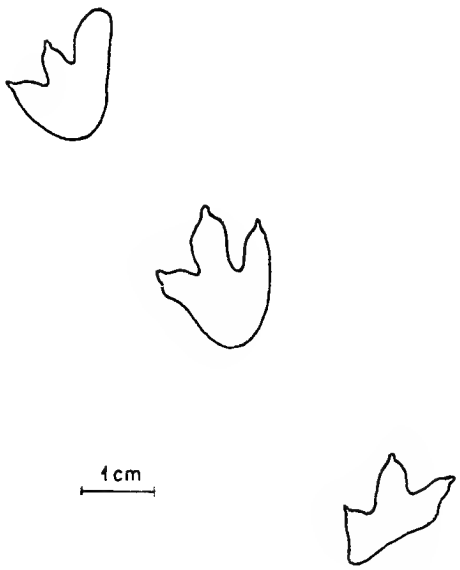


Fig. 2. — Empreintes tridactyles provenant de l'Ourika.

plus petite montrant le départ d'un quatrième doigt. On est tenté d'attribuer à un même animal ces deux empreintes, la plus petite ayant pu être celle du membre antérieur.

2. **Ourika**

Nous avons regroupé plus loin les empreintes dont la dimension n'est que de l'ordre du centimètre. Nous ferons exception pour un groupe de trois empreintes dont il n'est pas sûr qu'elles soient successives (fig. 2). L'empreinte intermédiaire seule est bien conservée. La troisième est déformée, la première est incomplète.

Elles mesurent un peu moins de 4 cm sur 3 cm. La sole plantaire a une importance à peu près égale à celle des doigts. Ces derniers, bien distincts l'un de l'autre, font entre eux des angles d'environ 30°. Ils sont griffus. L'enjambée ferait 7 cm s'il s'agissait d'une piste.

Nous n'attribuerons pas de nom à ce type d'empreinte qui, par sa morphologie et sa dimension, rappelle *Satapliusaurus kandelakii* (Gabounia, 1951), que Haubold attribue à un Coelurosaurien.

Empreintes tétradactyles

L'interprétation de ces empreintes est difficile, certaines pouvant se rattacher aux empreintes tridactyles, d'autres évoquant des empreintes pentadactyles dont l'un des doigts n'aurait pas appuyé ou aurait été effacé.

1. **Couloir d'Argana**

Type A (ARG. 1005 et ARG. 1020, pl. II F et L et fig. 3 A)

ARG. 1005 mesure 26 cm de long. Un examen un peu hâtif tendrait à rapprocher ces deux traces de l'empreinte ARG. 1019, et à ne voir dans le quatrième doigt qu'un vestige appuyé au sol à l'occasion d'un repos de l'animal. Ce doigt s'insère plus proximalement que les autres. Les calques indiquent en fait un appui ferme du doigt le plus petit et une prédominance du doigt I sur les doigts II et III (au lieu du doigt médian). D'autres caractères les différencient du type tridactyle : le contour de l'empreinte s'inscrit dans un losange ; les doigts I et II sont séparés par un intervalle angulaire de 35 à 40° alors que l'angle est moins ouvert entre les autres doigts. L'axe du talon tend à passer entre les doigts II et III.

Il est donc acceptable d'isoler ce type. Le genre s'en rapprochant le plus est *Anomoepus* E. Hitchcock, 1848, du Trias supérieur de Newark et du Stormberg d'Afrique du Sud (Haubold, H., 1971).

Nom proposé : *Anomoepus moghrebensis* nov. sp.

Type B (ARG. 1021, pl. II K, fig. 3 B)

Les dimensions de l'empreinte sont de 24 cm sur 19 cm. Ce type n'a rien de commun avec les empreintes tridactyles ou tétradactyles douteuses décrites plus haut. Le quatrième doigt est en arc vers l'extérieur. Le talon est large, sensiblement quadrangulaire. Formule phalangienne : 2.3.3.3. Les axes digitaux ne convergent pas en un point commun.

Le seul emplacement où l'on pourrait envisager l'existence d'un cinquième doigt est à droite de l'empreinte, là où existe maintenant un paquet de traces annélidiennes.

Nous n'avons trouvé aucun équivalent de ce type d'empreinte dans la littérature, hormis une certaine communauté d'allure avec le genre *Chirotherium* (qui a, quant à lui, 5 doigts). L'abondance des terriers d'Annélides entourant l'empreinte gêne l'analyse.

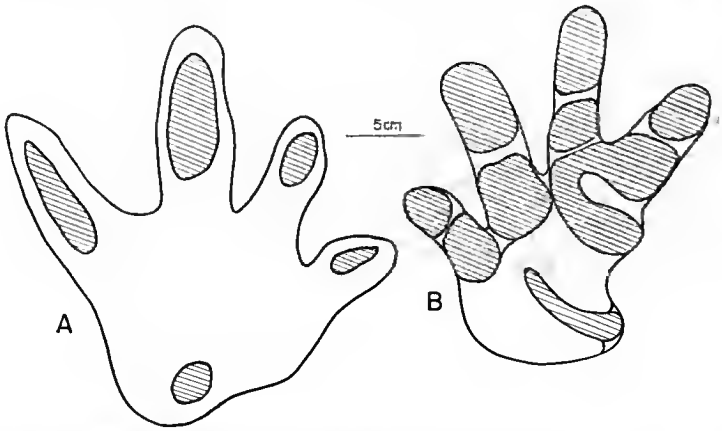


Fig. 3. — Empreintes tétradactiles du couloir d'Argana. Types A et B : A, *Anomoepus moghrebensis* ; B, *Quadridigitus dubius*.

Nom proposé : *Quadridigitus dubius* nov. gen., nov. sp.

Il est difficile d'imaginer une attribution paléozoologique précise pour cette pièce. A cause de sa grande taille, les groupes envisageables sont les Pseudosuchiens d'une part, les Thérapsides de l'autre. Pour ces derniers, il faudrait admettre que le cinquième doigt n'a pas laissé de trace.

2. Ourika

Type A

Une empreinte découverte dans l'Ourika et d'assez grande dimension (16 à 18 cm, cf. fig. 4) présente quelques ressemblances avec le type A tétradactyle d'Argana (ARG. 1005). Nous disposons d'une photographie pour l'étude de cette trace sommairement conservée. Elle s'inscrit grossièrement dans un losange. La répartition des surfaces entre doigts et talon, les angles interdigitaux, sont à peu près ce qui est aussi observé sur l'empreinte ARG. 1005. Les doigts sont cependant plus empâtés, ce qui peut être dû aux conditions physiques du substrat au moment de l'empreinte. Les doigts sont moins inégaux et aucun d'eux ne s'insère plus proximalement que les autres.

Type B

L'étude de cette empreinte est possible grâce à un calque de terrain et à des photographies (fig. 5, pl. III E). Elle mesure 18 cm de long, pour seulement 4 à 7 cm de large selon la transversale choisie.

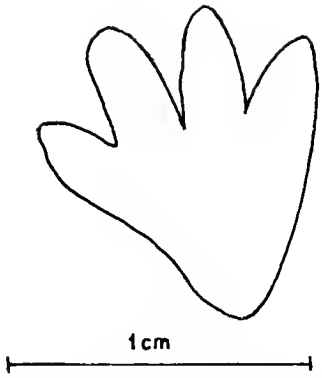


Fig. 4. — Empreinte tétradactyle provenant de l'Ourika. Type A.

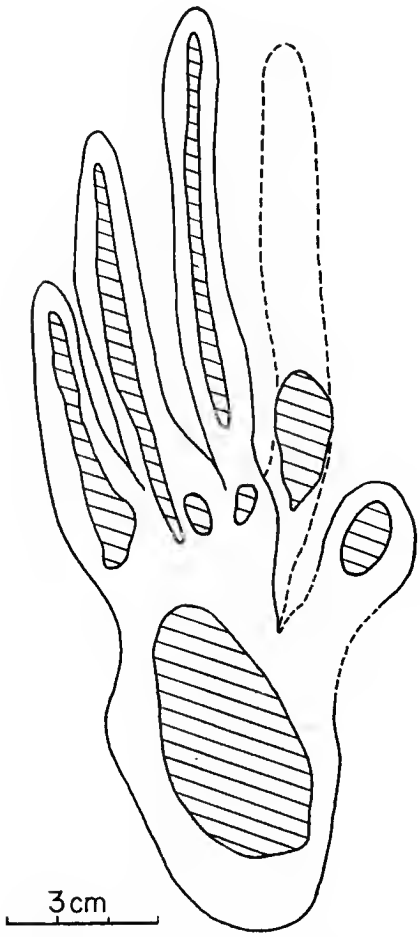


Fig. 5. — Empreinte tétradactyle provenant de l'Ourika. Type B. *Rectilinetopus ourikensis.*

La moitié de sa longueur est constituée par la trace de trois doigts parallèles et l'amorce d'un quatrième. Sur le côté droit, une structure arrondie, et reliée à l'empreinte par un pont, pose le problème d'un cinquième doigt. Cette structure est incertaine. Aussi avons-nous laissé cette empreinte dans les tétradactyles. Elle présente cependant une certaine ressemblance avec l'empreinte pentadactyle de la dalle 2 de l'Ourika (p. 413).

Sa moitié postérieure est constituée par un talon ovalaire séparé de la naissance des doigts par un rétrécissement.

Les trois doigts présents sont de grandeur croissante et affectés d'une faible courbure. Faute d'être suffisamment net, le quatrième doigt n'a été dessiné qu'en pointillé.

La grande dimension de cette empreinte que Nopcsa aurait qualifié de « lacertoïde » est une difficulté dans le cadre d'une hypothèse attributive. On peut évoquer les Phytosaures présents dans la faune d'Argana, sans qu'un tel rapprochement ait beaucoup de valeur. Remarquons du reste qu'il n'y a pas de ressemblance entre cette empreinte marocaine et celle appelée *Apatopus* Baird, 1957, attribuée au groupe des Phytosaures (Haubold, H., 1971).

Nom proposé : *Rectilinetopus ourikensis* nov. gen., nov. sp., nom qui prétend souligner le caractère longiligne de cette empreinte et son origine géographique.

Type C (fig. 6, pl. II M)

Cette empreinte mesure 17 à 18 cm. Sa forme en main munie de griffes et dont le doigt IV est plus court, plus fort, un peu latéroversé par rapport aux autres, rappelle un peu *Chirotherium*. Rappelons que *Chirotherium* compte cinq doigts. Le problème de ce cinquième doigt demeure en ce qui concerne l'empreinte marocaine. La partie interne de l'empreinte a un tracé mal défini. Le doigt I (ou II) est plus ou moins bien conservé et il existe une aspérité de la roche sur la marge interne, aspérité qui pourrait masquer un départ de cinquième doigt.

Nom proposé : *Pseudochirotherium oukaimedensis* nov. gen. nov. sp.

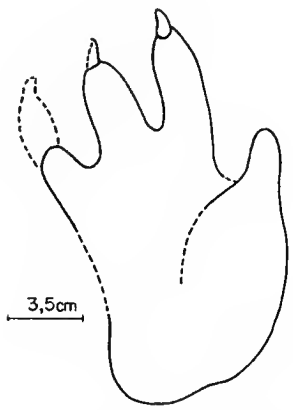


Fig. 6. — Empreinte tétradactyle provenant de l'Ourika. Type C. *Pseudochirotherium oukaimedensis.*

EMPREINTES PENTADACTYLES

1. **Argana**

Type A (ARG. 1018, ARG. 1012, fig. 7, pl. II H et I)

La morphologie de ces empreintes est relativement constante ; elles sont généralement un peu plus larges que longues, aux cinq doigts bien marqués. Les angles interdigitaux varient entre 10° et 30°. Dimensions de ARG. 1018 : 23 à 24 cm.

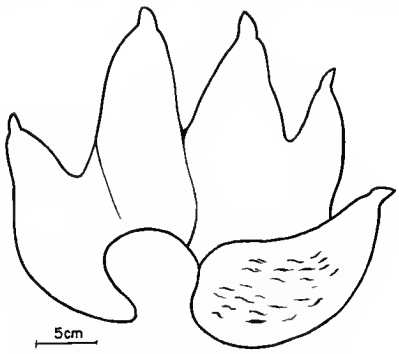


FIG. 7. — Empreinte pentadactyle provenant du couloir d'Argana. Type A. *Pentichnus largus.*

Les doigts sont larges, leurs empreintes empâtées ne montrent aucune séparation phalangienne. Il existe un gros coussinet plantaire à la base du doigt V. Ce coussinet est ridulé. Des encoches de griffes sont apparentes. Hormis le coussinet de la base du doigt V, le talon est peu appuyé.

L'hypothèse attributive la plus vraisemblable est qu'il pourrait s'agir d'empreintes de gros Thérapsides, correspondant par exemple aux Dicynodontes connus dans la faune d'Argana (DUTUIT, J.-M., 1980).

Nous désignerons cette forme par le nom de *Pentichnus largus* nov. gen., nov. sp.

Type B

Il est très différent du précédent (fig. 8, pl. II G). La dalle-type (ARG. 1008) est un négatif relativement mal conservé. On peut seulement y voir une empreinte proportionnellement plus longue que large, dont l'appui maximal est assez décentré.

Deux ressemblances apparaissent si l'on se réfère à HAUBOLD (1971, fig. 11 et 17) : l'une avec *Palaeosauropus* Hay, 1902, l'autre, avec *Pseudobradypus*. L'auteur cité fait du premier un Stégocéphale édopsidé ou éryopsidé, et du second un Cotylosaurien. On peut aussi émettre l'hypothèse qu'il pourrait s'agir de grands Stégocéphales, du type métoposauridé, connus dans la faune triasique marocaine. Les caractères de l'empreinte et ceux du squelette du pied des Métoposauridés sont conciliables.

Nom proposé : *Palaeosauropus triasicus* nov. sp.

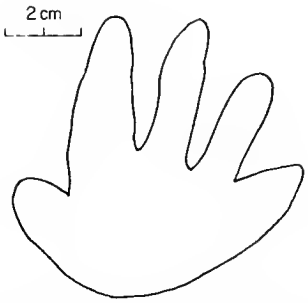


Fig. 8. — Empreinte pentadactyle provenant du couloir d'Argana. Type B. *Palaeosauropus triasicus*.

2. Ourika

Nous décrirons ici deux dalles remarquables, en collection à la Faculté des Sciences de Marrakech (Maroc), portant des empreintes pentadactyles de grands Vertébrés et des petites traces. Par cette association, par la nature des empreintes, elles évoquent des dalles connues ailleurs, celle du Trias de Fozières ou la grande plaque d'Hilburghausen (Lessertisseur, J., 1955, fig. 47 et pl. XXIV-I).

Dalle 1 (pl. IV B et C)

On note en relief négatif sur cette surface l'existence de plusieurs grosses empreintes de 5 à 15 cm de longueur, de trois sillons qui sont peut-être des traces de queue et d'une multitude de petites empreintes.

On y observe trois associations d'une grande et d'une petite empreinte (postérieure et antérieure) du même animal. Il est à priori tentant d'y voir des couples (ensemble des empreintes antérieure et postérieure en position de marche). En fait, les trois calques de ces couples supposés ne sont pas superposables. Il faut donc conclure à une juxtaposition fortuite d'empreintes postérieure et antérieure ou bien choisir entre trois sortes de couples.

Les deux empreintes postérieures les plus complètes empiètent l'une sur l'autre. Leur étude est néanmoins possible.

— Empreintes de pattes postérieures : On y retrouve les caractères du genre *Chirotherium* tel qu'il est défini dans Lessertisseur, J. (1955 : 83), et Haubold, H. (1971 : 55). La forme de l'Ourika mesure environ 25 cm sur 10, présente cinq doigts et une partie plantaire bien dessinée à la base du doigt V. Le doigt III est le plus long puis, de façon décroissante, le II, le I, le IV et le V. Les doigts I, II, III, IV, sont groupés, peu divergents (angles interdigitaux de 20° environ). Le doigt V est extéroversé à presque 80° de l'axe de l'empreinte, cet axe passant par le doigt III ou entre les doigts II et III. Les cinq doigts portent des griffes. Le relief cutané est visible, montrant un revêtement d'écailles polygonales et circulaires, à surface granuleuse. La formule phalangienne n'est pas déterminable.

— Empreintes de pattes antérieures : Les longueur et largeur sont d'environ 5 à 6 cm. Le membre antérieur était davantage digitigrade que plantigrade. Les quatre doigts obser-

vables sont davantage divergents que ceux du pied. La formule phalangienne n'est pas déterminable. Griffes et relief cutané existent aussi.

— Traces de queues : Aucun des sillons observables n'étant inclus dans une piste, on ne peut affirmer quoi que ce soit à leur égard. Quant aux toutes petites empreintes présentes sur la dalle, il serait illusoire de vouloir les étudier à l'aide d'une simple photographie.

Nom proposé pour ces grandes empreintes de Vertébrés : *Chirotherium atlensis* nov. sp. Provenance : nord-ouest du pied du plateau du Yagour (x = 286, y = 86).

Dalle 2 (fig. 9, pl. IV A)

La surface de cette dalle présente, en relief négatif, sept empreintes, dont six groupées en couples, et un sillon qui est peut-être une trace de queue mais qui est dissocié, semble-t-il, des couples d'empreintes. On peut affirmer l'existence de couples car les rapports de distances, comme les relations angulaires entre empreintes antérieure et postérieure sont sensiblement constants.

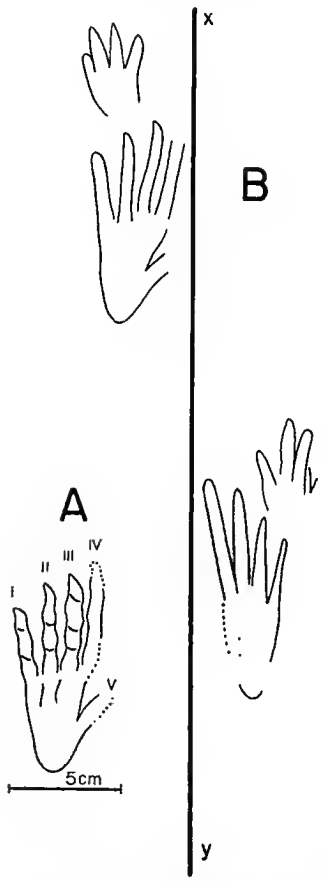


Fig. 9. — A. Empreinte pentadactyle provenant de l'Ourika (dalle 2). B. Hypothèse d'un début de piste, inconciliable avec la morphologie de l'empreinte. *Apatopus lineatus*.

— Empreintes de pattes postérieures : Elles comptent cinq doigts, le doigt V étant le plus court, les quatre autres décroissant du IV au I. L'axe de l'empreinte passe entre les doigts III et IV. La formule phalangienne semble avoir été 3.3.4.4. (?).

— Empreintes de pattes antérieures : Elles comptent cinq doigts, le doigt V étant surtout visible sur l'empreinte 3 (pl. IV A), le doigt I sur l'empreinte 1. Les deux doigts médians sont plus longs que les latéraux. L'axe de l'empreinte passe entre les doigts III et IV. La formule phalangienne n'est pas déterminable.

— Le couple : On retrouve les caractères de *Apatopus lineatus* (Haubold, 1971 : 59) avec, cependant, des dimensions un peu inférieures. Les empreintes, antérieure comme postérieure, sont également un peu plus étroites que chez *Apatopus*. Ces différences de dimensions ou de proportions n'ont probablement guère de signification.

On est tenté de voir une demi-enjambée dans les couples 1 et 2 (fig. 9). Mais une telle reconstruction inverserait la latéralité des empreintes, plaçant à droite l'empreinte gauche, et inversement. Il faut donc conclure à l'existence de couples mais non d'embryon de piste sur cette dalle.

Cette forme sera classée dans l'espèce *A. lineatus* (Trias supérieur du Newark, USA) dont il est fait un Phytosaure dans Haubold (1971).

Petites empreintes

Nous regrouperons dans cette rubrique des empreintes dont l'ordre de grandeur est le centimètre. Elles témoignent de l'existence au Trias supérieur marocain d'une faune de petits Vertébrés dont les ossements ne nous sont pas encore connus.

1. **Argana** (fig. 10, pl. I H et I)

Trois plaquettes provenant de couches gréseuses sus-jacentes au gisement XI (voir plus haut) portent de petites empreintes mesurant de 1,5 à 2 cm. Il est impossible de postuler la contemporanéité, et à fortiori la proximité de ces empreintes dans la roche en place car les fragments de dalles ont été recueillis en éboulis. La nature du grès est macroscopiquement identique, mais la couleur de la roche varie un peu. Les faces dépourvues d'empreintes de ces plaques diffèrent aussi entre elles : petites fentes de dessication pour l'une, larges fentes et moulages de terriers de vers pour l'autre, surface marquée exclusivement par des Annélides pour la troisième.

Plaque A (fig. 3 A, pl. I I)

L'empreinte comprend trois doigts sub-parallèles, de dimensions décroissantes et munis de courtes griffes. Une ébauche de sole plantaire est apparente. Latéralement à deux de ces empreintes se voit ce qui peut être interprété comme deux traces de griffes. On peut donc se demander s'il ne s'agit pas en fait d'empreintes de pattes pentadactyles dont trois doigts seulement auraient été porteurs dans les conditions de l'enregistrement.

L'affinité la plus évidente qui apparaisse est avec *Rynchosauroides* Maidwell, 1911 : *R. tumidus* (cf. Haubold, 1971, fig. 28) et *R. matthesi* (cf. Haubold, 1971, fig. 32).

Bien que le nom *Rhynchosauroides* nous paraisse trop proche de la nomenclature paléozoologique, nous le conserverons ici pour souligner l'affinité de l'empreinte.

Nom proposé : *Rhynchosauroides* sp. Provenance et niveau : nord du couloir d'Argana. x = 161,8, y = 456,9.

Plaque B (fig. 10 B, pl. I H)

Deux empreintes y sont étudiables. On y reconnaît quatre doigts et un talon en arc de cercle. L'empreinte la plus distincte montre des doigts courbes, l'autre des doigts presque rectilignes.

Ce type est très voisin de celui figuré par P. Ellenberger (1971) sous le nom de *Molapopentapodiscus saltator*. Ce dernier genre est cependant de dimensions un peu supérieures (dans le rapport 3/2 environ). Ellenberger en fait un Protomammalien.

Nom proposé : *Malapopentapodiscus* sp.

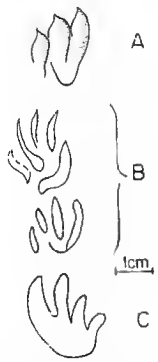


Fig. 10. — Empreintes de petits Vertébrés provenant de la formation d'Argana. A, *Rhynchosauroides* sp. ; B et C, *Molapopentapodiscus* sp.

Plaque C (fig. 10 C)

Quatre doigts sont reconnaissables. Le plus petit est peu visible. Bien que les empreintes des doigts soient ici plus appuyées, plus larges, et peut-être un peu plus espacées que dans le cas de la plaque B, il nous paraît légitime de rattacher ce type d'empreinte au précédent, le tracé général comme les proportions relatives des différentes unités étant identiques dans les deux.

2. Ourika

Les petites empreintes y sont plus nombreuses et plus variées que dans le couloir d'Argana. Plusieurs types d'empreintes sont regroupés sur une même dalle éboulée. Il serait intéressant de trouver le banc de grès d'où provient le fragment de dalle, et de tenter de dénuder cette dernière sur une certaine surface.

Type A (fig. 11)

Il s'agit de deux empreintes digitigrades dont la longueur devait approcher 8 cm. L'antérieure, la plus complète, est pentadactyle. Les doits sont allongés, les trois médians étant nettement plus longs que les latéraux. La sole plantaire est absente sur les deux empreintes. Étant donné leur mauvaise conservation, nous ne les nommerons pas.

Fig. 11. — Empreintes de petits Vertébrés provenant de l'Ourika. Type A.

Type B

Elle mesure un peu plus de 3,5 cm et sa forme est à peu près celle d'une main humaine (pl. IV E). Dans le prolongement de deux des doigts la photographie montre ce qui pourrait s'interpréter comme des traces de griffes. L'empreinte la plus proche reconsée par Haubold (1971) est *Prochirotherium permicum* Leonardi, 1951, du Permien du Haut-Adige, en Italie du Nord (cf. Haubold, 1971 : 93, fig. 58-10).

Nom proposé : *Prochirotherium triasicum* nov. sp.

Type C (pl. IV F)

La dalle porteuse montre, sur fond de ripple-marks, de nombreuses empreintes tétra- ou pentadactyles dont la longueur est d'environ 3 cm. Il s'agit d'animaux principalement digitigrades. Un sillon, trace de queue probable, traverse la dalle. L'hypothèse la plus acceptable est qu'il s'agit de petits Amphibiens. Nous ne leur attribuons pas de nom.

Type D

Cette petite empreinte, dont les dimensions approximatives sont 5 cm sur 3 cm, a aussi, grossièrement, une forme de main humaine aux doigts griffus (fig. 12). On n'y distingue aucun sillon interphalangien. La sole plantaire est brève. Aucun élément ne permet l'attribution de cette trace à un groupe précis. On peut simplement dire que la présence de griffes oriente plutôt vers les Reptiles ou un groupe de petits Mammifères triasiques.

Nom proposé : *Enigmatopus atlensis* nov. gen., nov. sp.

Type E

Comme toutes les empreintes de l'Ourika dont la description a précédé, cette empreinte (fig. 13, pl. III D) est en relief négatif. Elle est proche d'un sillon que l'on peut interpréter comme une trace d'appendice caudal, sans que l'on soit sûr qu'il ait été tracé par le même animal. Elle comporte cinq doigts dont seuls les doigts III et IV sont bien nets et portent des griffes. La sole plantaire est bien enfoncée, ovalaire. Les doigts III et IV sont longs, légèrement courbes. Dans son ensemble, l'empreinte s'inscrit dans un losange d'environ 5 cm de long. Aucun rapprochement ne nous paraît évident avec un groupe connu. A cause des griffes nous aurions tendance à en faire un Reptile.

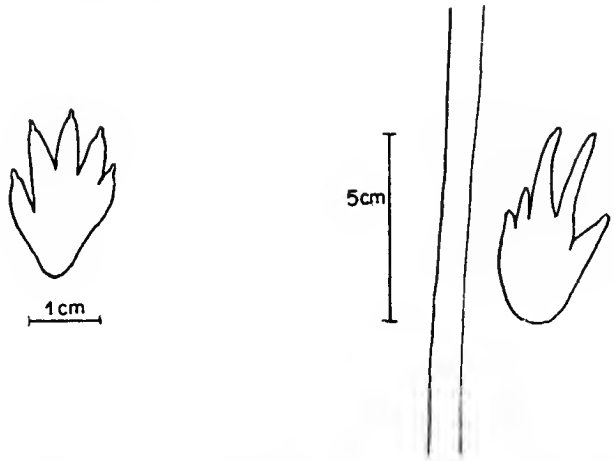


Fig. 12 (*à gauche*). — Empreinte de petit Vertébré provenant de l'Ourika. Type D. *Enigmatopus atlensis.*

Fig. 13 (*à droite*). — Empreinte de petit Vertébré provenant de l'Ourika. Type E.

Type F

Sa longueur est de 8 à 9 cm. C'est une empreinte pentadactyle pratiquement contiguë à une structure annulaire inexpliquée et (pl. III C) à un sillon que, là encore, nous interpréterons comme une trace de queue. D'autres petites empreintes mal conservées existent à gauche du sillon.

L'animal était plantigrade. Trois des doigts sont bifurqués. Cette particularité la rapproche de *Hyloidichnus* Gilmore, 1927. Toutefois, ce dernier genre est du Permien inférieur et deux fois plus petit.

Haubold (1971) place *Hyloidichnus* au voisinage des Seymouriamorphes, sans donner ses raisons.

Nom proposé : *Hyloidichnus triasicus* nov. sp.

CONCLUSION

Cette présentation succincte des premières figurations sédimentaires et traces d'activité animale rencontrées dans les couches triasiques de l'Atlas (formation d'Argana et région de l'Ourika) ne présente pas un intérêt systématique capital. Il n'était cependant pas inutile de les avoir recensées, ne serait-ce que pour offrir une base de comparaison ultérieure. Les enseignements paléoécologiques et stratigraphiques que l'on peut en tirer sont loin d'être négligeables.

Les points principaux à retenir sont les suivants :

1. Avant de comparer la densité et la variété des empreintes dans les deux formations étudiées, il faudrait reprendre les recherches sur le terrain de façon plus structurée et systématique. Jusqu'à ce jour, les circonstances de prospection ont été différentes dans les deux domaines.

2. Il existait au Maroc, au Trias supérieur, une faune de petits Vertébrés que les fouilles paléontologiques n'ont pas encore mise en évidence, exception faite d'un petit Phytosaure (*Paleorhinus magnoculus* Dutuit, J.-M., 1977) connu par un crâne, et les Préornithischiens du même gisement XVI (Dutuit, J.-M., 1972). Les empreintes révèlent la présence de petits Amphibiens et de petits Reptiles, peut-être celle de petits Mammifères.

3. Les Annélides sont présents aussi bien dans la formation d'Argana que dans l'Ourika. D'autres traces, dans le Trias d'Argana et celui de l'Ourika, suggèrent des affinités arthropodiennes.

Il est évident que ces propositions ne sont basées que sur des ressemblances morphologiques souvent équivoques (traces limuloïdes par exemple) et n'autorisent aucune conclusion. Elles montrent néanmoins qu'on ne peut pas exclure la possibilité qu'une faune marine ait existé par périodes limitées au Trias marocain. On est amené à envisager des incursions marines lors du dépôt des couches rouges triasiques marocaines.

Les schémas qui avaient été proposés pour rendre compte de l'existence d'une abondante faune de Vertébrés continentaux [grandes plaines marécageuses parcourues par des fleuves au débit rythmé saisonnièrement, etc. (Dutuit, J.-M., 1976 : 28 et suivantes)] sont certainement insuffisants.

Ces découvertes d'empreintes ou de figurations sédimentaires présentent enfin un intérêt stratigraphique. Il est particulièrement intéressant qu'aient été découverts en 1981 par P. E. Biron, dans l'Ourika, des restes de Phytosaures et de grands Stégocéphales, certes fragmentaires, d'autant que c'est dans ces mêmes niveaux qu'ont été découvertes les traces de l'Ourika voisines, sur le plan de la systématique, de celles du couloir d'Argana. Cette conjonction ostéologique, ichnologique et désormais lithologique (Biron, P. E., *sous presse*), permet une mise en parallèle du niveau concerné de l'Ourika avec le t_5 de la formation d'Argana. On rappellera qu'avaient déjà été signalés des restes osseux dans les grès de Zerekten, à l'est des hauts plateaux « permo-triasiques » du Haut-Atlas (Dutuit, J.-M., 1976 : 19) et qu'avait été proposée la mise en parallèle de ces grès de Zerekten avec ceux du t_5.

On voit donc se dessiner peu à peu quelques corrélations entre les différents domaines triasiques atlasiques, en même temps que sont remises en question des conceptions paléogéographiques et paléoécologiques que l'on pouvait croire bien argumentées. Ce sont là choses stimulantes. Un autre enseignement est qu'il n'y a finalement pas d'objet de recherche mineur. A condition de savoir le caler dans une niveau d'explication donné, tout témoignage fossile peut présenter de l'intérêt pour le géologue.

Une comparaison des traces décrites ci-dessus avec l'ichnofaune du Trias d'Afrique australe et de l'Europe serait souhaitable. Elle dépasse l'objet de cet article, surtout consacré à la comparaison de deux bassins atlasiques, et sera développée ailleurs.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Biron, P.-E. — Le Permo-Trias de la région de l'Ourika (Haut-Atlas de Marrakech, Maroc), sédimentologie, tectonique et métallogénie. Thèse de spécialité, Institut Dolomieu. Grenoble. (*Sous presse.*)

Briggs, D. E. G., W. D. I. Rolfe, et J. Brannan, 1979. — A giant Myriapod trail from the Namurian of Arran, Scotland. *Palaeontology*, **22** (Part 2) : 273-291, pl. 28-30.

Courel, L., et G. G. P. Demathieu, 1963. — Les empreintes de pas fossiles dans le Trias de la bordure est et nord-est du Massif Central. *Bull. scient. Bourgogne*, **20** : 73-91, 7 fig., 2 pl.

Cousminer, H. L., et W. Manspeizer, 1976. — Triassic Pollen Date Moroccan High Atlas and the Incipient Rifting of Pangea as Middle Carnian. *Science*, **191** : 943-945, 2 fig.

Duffaud, F., 1966. — Le Bassin du Sud-Ouest Marocain. *In* : Bassins littoraux africains. T. I. Littoral Atlantique. Symposium (New Delhi, 1964). Association des Géologues d'Afrique, p. 5-12, 2 fig., 12 pl., bibliogr.

Dutuit, J.-M., 1972. — Découverte d'un Dinosaure ornithischien dans le Trias supérieur de l'Atlas occidental marocain. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, **275** : 2841-2844.

— 1976. — Introduction à l'étude paléontologique du Trias continental marocain. Description des premiers Stégocéphales recueillis dans le couloir d'Argana (Atlas occidental). *Mém. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, C. **36** : 253 p., 104 fig., 4 cartes, 2 tabl., 70 pl.

— 1977. — *Paleorhinus magnoculus*, Phytosaure du Trias supérieur marocain. *Géol. Méd.*, **4** (3) : 255-268, 2 fig., 1 pl.

— 1980. — Principaux caractères d'un genre de Dicynodonte du Trias marocain. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, **290** : 655-658.

Dutuit, J.-M., et A. Ouazzou, 1980. — Découverte d'une piste de Dinosaure sauropode sur le site d'empreintes de Demnat (Haut-Atlas marocain). *Mém. Soc. géol. Fr.*, n.s., **139** : 95-102, 3 fig., 2 pl.

Ellenberger, P., 1971. — Contribution à la classification des pistes des Vertébrés du Trias : Les types du Stormberg d'Afrique du Sud. Première partie : le Stormberg inférieur. Rapport de stage de D.E.A. multigraphié. Montpellier.

— 1974. — Contribution à la classification des pistes de Vertébrés du Trias. Les types du Stormberg d'Afrique du Sud. IIe partie : le Stormberg supérieur. Le biome de la zone B/1 ou niveau de Moyeni : les biocénoses. *Palaeovertebrata*. Mémoire extraordinaire, 1974.

Fliche, P., 1905. — Flore fossile du Trias en Lorraine et France-Comté. *Bull. Soc. Sci. Nancy*, **6** : 30, pl. II.

Häntzschel, W., 1975. — Trace fossils and Problematica. *In* : R. C. Moore, Treatise on Invertebrate Paleontology. Teichert C. Editor. Boulder, Colorado, and Lawrence, Kansas.

HAUBOLD, H., 1966. — Therapsiden- und Rhynchocephalen-Fährten aus dem Buntsandstein Südthüringens. *Hercynia*, **3** (2) : 147-183, 16 fig., 6 tabl.

— 1967. — Eine Pseudochier-Fährtenfauna aus dem Buntsandstein Südthüringens. *Hallesches Jb. mitteldt. Erdgesche.*, **8** : 12-48, 18 fig., 9 pl., 8 tabl.

— 1971. — Ichnia Amphibiorum et Reptiliorum fossilium, 65 fig. *In* : O. KUHN, Handbuch der Paläoherpetologie. Teil 18 (Part 18).

HEYLER, D., et J. LESSERTISSEUR, 1963. — Pistes de Tétrapodes permiens dans la région de Lodève (Hérault). *Mém. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, **11** (2) : 125-221.

LESSERTISSEUR, J., 1955. — Traces fossiles d'activité animale et leur signification paléobiologique. *Mém. Soc. Géol. Fr.*, **74** : 150 p., 68 fig., 11 pl.

MATTIS, A., 1977. — Nonmarine Triassic sedimentation, Central High Atlas Mountains, Morocco. *J. sedim. Petrol.*, **47** : 107-119.

PEABODY, F. E., 1948. — Reptile and Amphibian trackways from the lower triassic Moenkopi formation of Arizona and Utah. Univ. Calif. Public., *Bull. Dep. Geol. Sci.*, **27** (8) : 295-468, 23 pl., 40 fig.

RICHTER, R., 1954. — Fährte eines « Riesenkrebses » im Rheinischen Schiefer gebirge. *Natur Volk*, **84** (84) : 261-269.

TIXERONT, M., 1973. — Lithostratigraphie et minéralisations cuprifères et uranifères stratiformes syngénétiques et familières des formations détritiques permo-triasiques du Couloir d'Argana, Haut-Atlas occidental (Maroc). *Notes Serv. géol. Maroc*, **33** (249) : 147-177, 19 fig., 1 tabl.

WHITE, C. D., 1929. — Flora of the Hermit shale, Grand Canyon, Arizona. Carnegie Inst. Washington, Publ. 405 : 225 p., 51 pl.

PLANCHE I

A. — Figuration attribuée à un drainage de surface. × 0,06.

B. — Figuration attribuée à un drainage de surface. × 0.06.

C. — Figuration énigmatique rapprochée du dessin de la face ventrale d'une Limule. (La pièce de 1 dirham mesure 2,4 cm de diamètre.)

C'. — Face ventrale de Limule actuelle, pour comparaison.

D. — Surface de dalle avec empreintes attribuées à des Annélides. × 0,2. Sc. : *Scoyenia*. Loc. : *Lockeia*.

E. — Plaque gréseuse (ARG. 1050) portant des empreintes attribuées à un Arthropode. × 0,2. Les deux flèches et les chiffres 1 et 2 définissent les deux parties de la dalle distinguées par les auteurs. x, strie avec enfoncement de griffe ; y, longue strie (griffure du sédiment ?) ; z, trace de reptation (?).

F. — Empreinte énigmatique (traînée de griffes sur un fond ?) (le marteau donne l'échelle).

G. — Empreinte énigmatique (trace d'un animal ou d'un végétal sur un fond ?) (le capuchon de l'objectif photographique donne l'échelle).

H, I. — Petites empreintes de Vertébrés provenant du couloir d'Argana. × environ 0,2.

J. — Extrémités de terriers évoquant des empreintes de gouttes de pluie au premier examen. Couloir d'Argana. × 0,2.

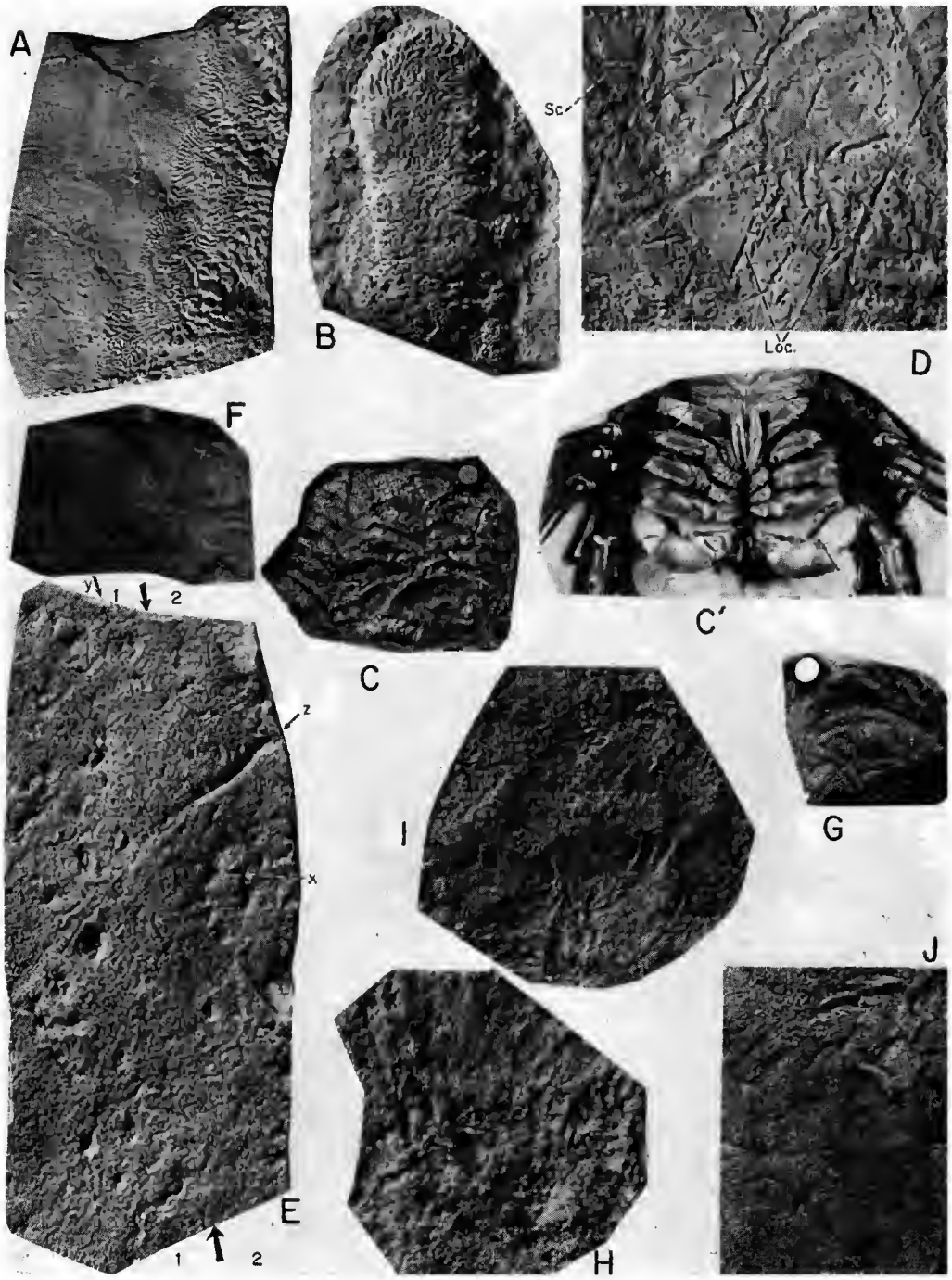


PLANCHE I

PLANCHE II

A-E, J. — Empreintes tridactyles du couloir d'Argana, *Tridactylus machouensis* : A, ARG. 1001 ; B, ARG. 1002 ; C, ARG. 1010 ; D, ARG. 1006 ; E, ARG. 1011 ; J, ARG. 1019. × 0,08.

F, L, K. — Empreintes tétradactyles d'Argana. Type A, *Anomoepus moghrebensis* : F, ARG. 1005, et L, ARG. 1020. × 0,08. Type B, *Quadridigitus dubius* : K, ARG. 1021. × 0,1.

M. — Empreintes tétradactyles provenant de l'Ourika. Type C, *Pseudochirotherium oukaimedensis*. × 0,1 environ.

G-I. — Empreintes pentadactyles du couloir d'Argana. Type B. *Pelaeosauropus triasicus* : G, ARG. 1008. × 0,06. Type A, *Pentichnus largus* : H, ARG. 1018 ; I, ARG. 1012. × 0,06.

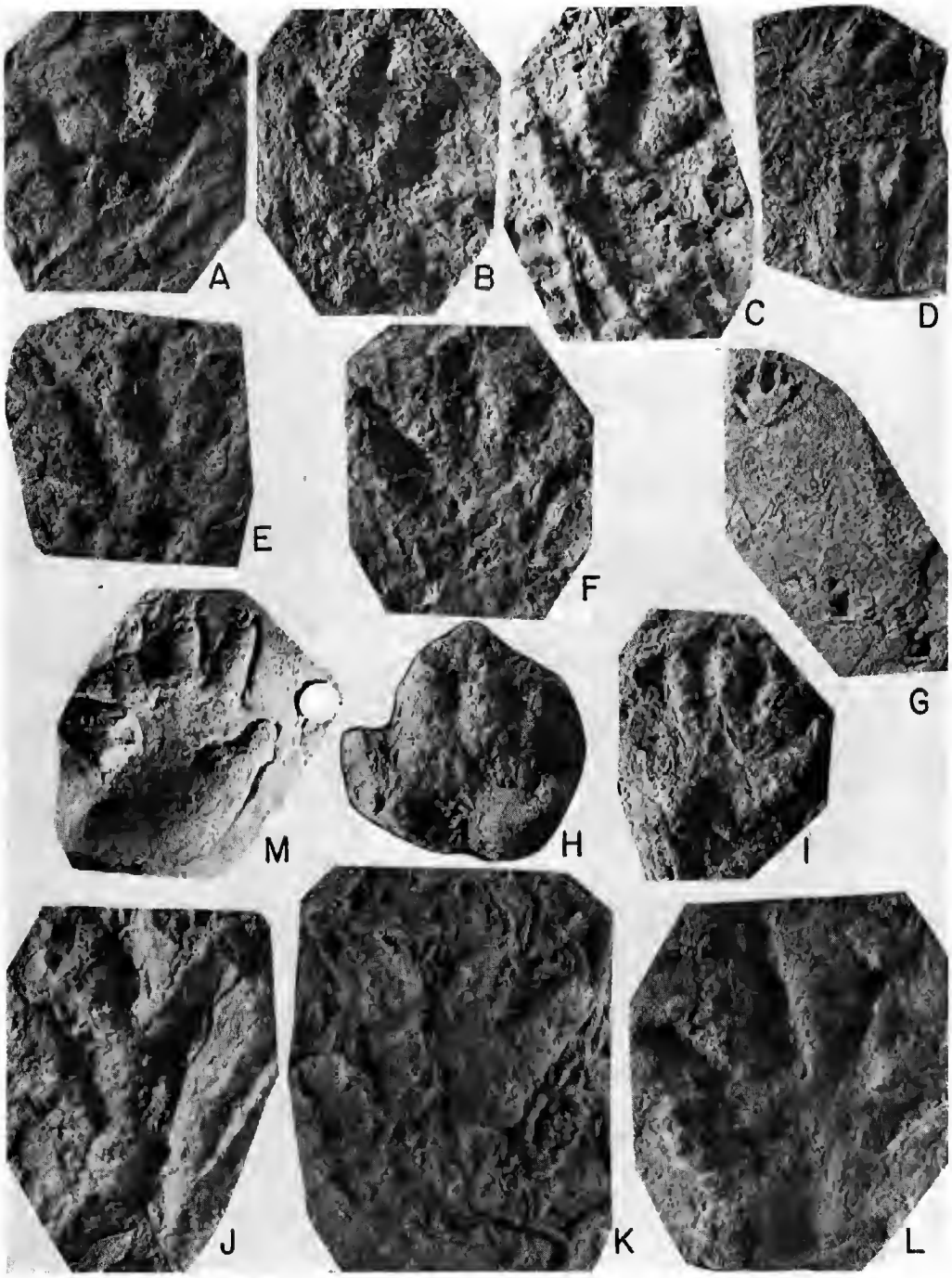


PLANCHE II

PLANCHE III

A. — Empreinte énigmatique.

B. — Gouttes de pluie, en relief négatif, sur un fragment de dalle du couloir d'Argana.

C et D. — Empreintes de petits Vertébrés provenant de l'Ourika (Type C) (la pièce de monnaie mesure 2,4 cm de diamètre).

E. — Empreinte tétra- ou pentadactyle provenant de l'Ourika (Type B), *Rectilinetopus ourikensis*. × 0,3 environ.

F. — *Asterichnus* (le capuchon de l'objectif de l'appareil photographique donne l'échelle.)

G. — Empreinte attribuée à un animal multiappendiculé.

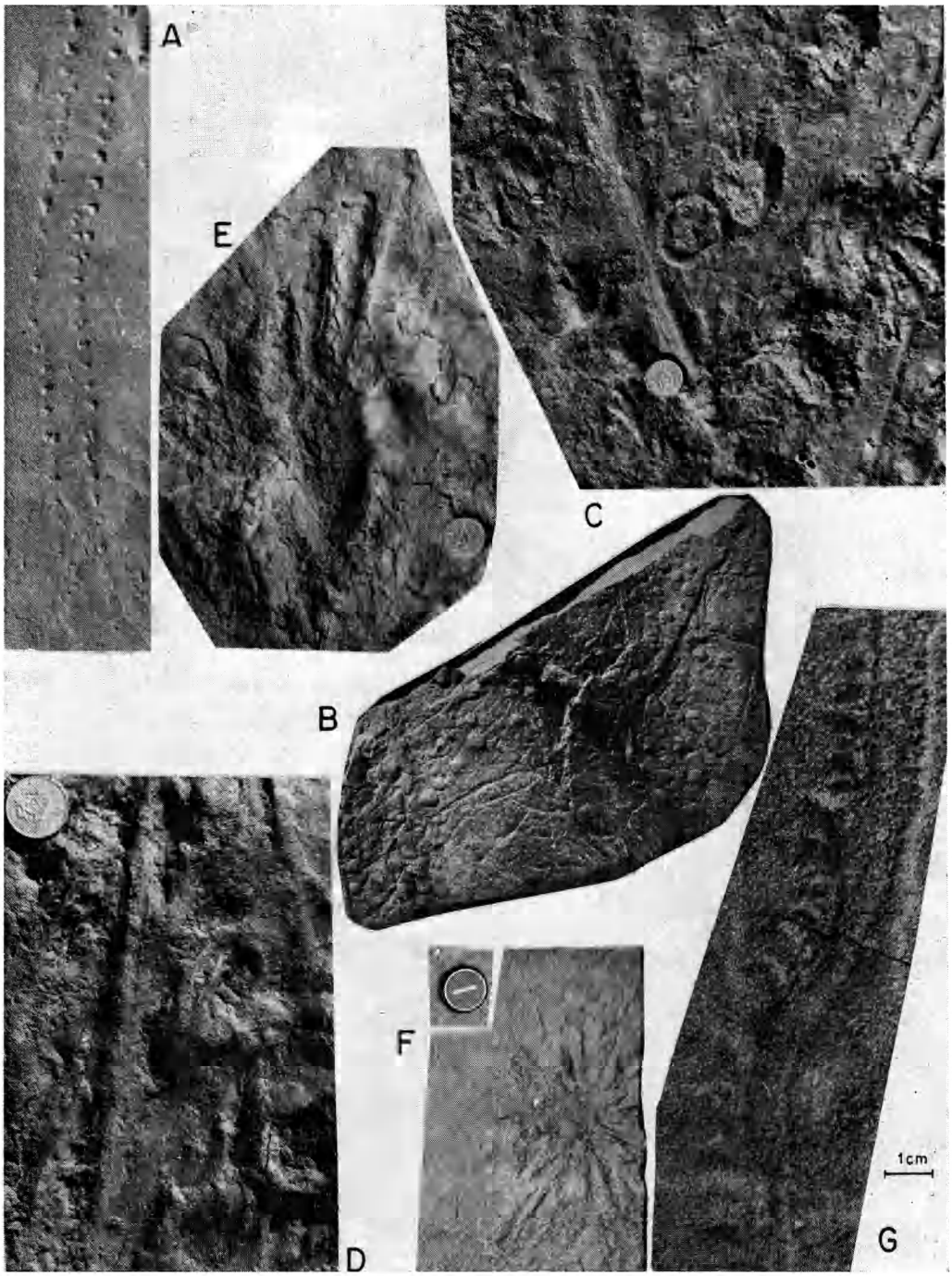


PLANCHE III

PLANCHE IV

Empreintes pentadactyles de l'Ourika.

A. — Dalle n° 2. *Apatopus lineatus.* (Le rectangle de papier posé sur la dalle mesure 5 cm de long.)
B et C. — Dalle n° 1. *Chirotherium atlensis.* (Même échelle que A.)
D. — Détail de l'empreinte précédente montrant le moulage du revêtement cutané.
E. — *Prochirotherium triasicum.* (La pièce de monnaie mesure 2,4 cm de diamètre.)
F. — Type C. (La pièce de monnaie mesure 2,4 cm de diamètre.)

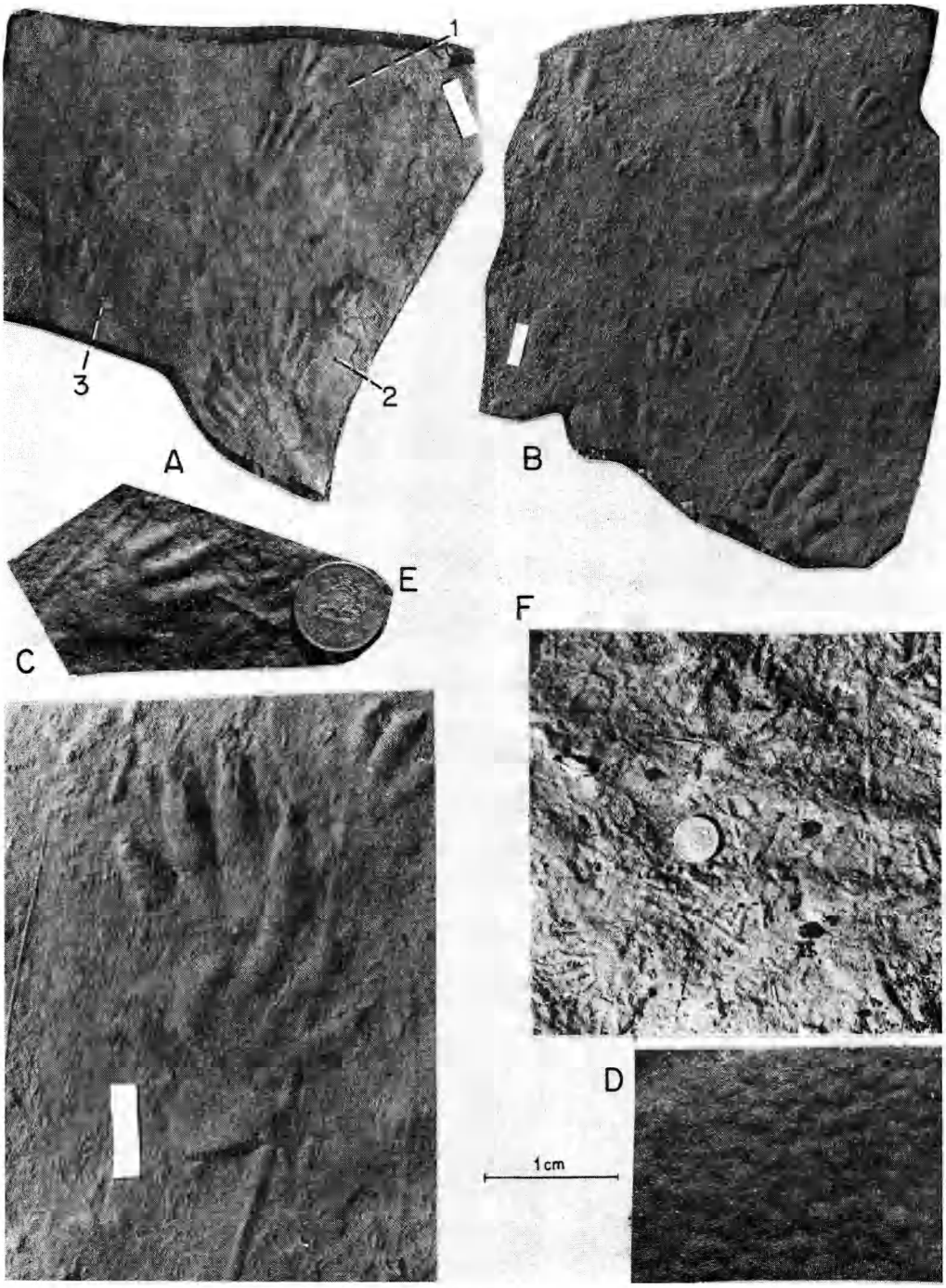


PLANCHE IV

Le Comité de Rédaction du Bulletin du Muséum *remercie les spécialistes qui ont bien voulu prêter leur concours pour le choix et l'examen critique des manuscrits reçus pour publication dans la section C au cours de l'année 1981.*

B. Battail, Institut de Paléontologie, MNHN, 8, rue de Buffon, 75005 Paris.

M. Brunet, Université de Poitiers, Faculté des Sciences, Laboratoire de Paléontologie des Vertébrés, 40, av. du Recteur Pineau, 86002 Poitiers.

J. P. Cuif, Laboratoire de Paléontologie, Bât. 504, Faculté des Sciences, 91405 Orsay.

A. Gentry, Paleontology, British Museum, Cromwell Road, London SW 7 5 BD.

L. Ginsburg, Institut de Paléontologie, MNHN, 8, rue de Buffon, 75005 Paris.

D. Goujet, Institut de Paléontologie, MNHN, 8, rue de Buffon, 75005 Paris.

C. Guérin, Département des Sciences de la Terre, Université Claude-Bernard (Lyon 1), 27/43, Bd du 11 Novembre, 69622 Villeurbanne cedex.

L. Leclaire, Laboratoire de Géologie, MNHN, 43, rue de Buffon, 75005 Paris.

G. Petter, Institut de Paléontologie, MNHN, 8, rue de Buffon, 75005 Paris.

H. Thomas, Institut de Paléontologie, MNHN, 8, rue de Buffon, 75005 Paris.

S. Wenz, Institut de Paléontologie, MNHN, 8, rue de Buffon, 75005 Paris.

Achevé d'imprimer le 15 juin 1982.

Le 3e trimestre de l'année 1981 a été diffusé le 2 mars 1982.

IMPRIMERIE NATIONALE

1 564 004 5

Recommandations aux auteurs

Les articles doivent être adressés directement au Secrétariat du *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, 57, rue Cuvier, 75005 Paris. Ils seront accompagnés : de la traduction du titre en anglais, d'un résumé en français et en anglais, de l'adresse du Laboratoire dans lequel le travail a été effectué (en note infrapaginale sur la première page).

Le *texte* doit être dactylographié à double interligne, avec une marge suffisante, recto seulement. Pas de mots en majuscules, pas de soulignages (à l'exception des noms de genres et d'espèces soulignés d'un trait). Il convient de numéroter les *tableaux* et de leur donner un titre ; les tableaux importants et complexes devront être préparés de façon à pouvoir être clichés comme des figures.

La liste des *références bibliographiques*, à la fin de l'article, devra être présentée par ordre alphabétique des noms d'auteurs, chaque référence étant indiquée ainsi : auteur, initiales du (ou des) prénom, date, titre d'article ou d'ouvrage (en entier), revue abrégée selon la *World list of Scientific Periodicals*, tome (souligné), numéro (entre parenthèses), deux points, pagination et illustrations.

Les *dessins et cartes* doivent être réalisés à l'encre de chine. Les *photographies* seront le plus nettes possible et tirées sur papier brillant. Tenir compte de la justification du Bulletin : 14,5 cm × 19 cm. L'auteur devra indiquer l'emplacement des figures dans la marge de son manuscrit. Les légendes seront regroupées à la fin du texte sur un feuillet séparé.

Tirés à part : 50 tirés à part seront fournis gratuitement par article. Les auteurs peuvent éventuellement commander des tirés à part supplémentaires qui leur seront facturés directement par l'Imprimeur.

MÉMOIRES DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

Collection à périodicité irrégulière. Paraît depuis 1935. A partir de 1950, les Mémoires se subdivisent en quatre séries spécialisées : A, Zoologie ; B, Botanique ; C, Sciences de la Terre ; D, Sciences physico-chimique. (Format in-4°.)

Dernières parutions dans la série C

T. 41 — Gaudant (Mireille). — Recherches sur l'anatomie et la systématique des Cténothrissiformes et des Pattersonichthyiformes (Poissons Téléostéens) du Cénomanien du Liban. 1978, 124 p., 57 fig., 10 pl. h.-t.

T. 42 — Lange-Badré (Brigitte). — Les Créodontes (Mammalia) d'Europe occidentale de l'Éocène supérieur à l'Oligocène supérieur. 1979, 249 p., 32 fig., 48 gr., 30 pl. h.-t.

T. 43. — Recherches océanographiques dans l'océan Indien. (Entretiens du Muséum, Paris, 20-22 juin 1977.) 1979, 253 p., fig. pl.

T. 44 — Gayet (Mireille). — Contribution à l'étude anatomique et systématique des Poissons Cénomaniens du Liban anciennement placés dans les Acanthoptérygiens. 1980, 151 p., fig., 29 pl.

A paraître

T. 45 — Lauriat-Rage (Agnès). — Les Bivalves du Redonien (Pliocène atlantique de France). Signification stratigraphique et paléobiogéographique.

Ouvrages disponibles au Service de Vente des Publications du Muséum,
38, rue Geoffroy Saint-Hilaire, 75005 Paris

MUSEUM
NATIONAL
D'HIST.NAT.